ADANSONIA

Tome 12
fasc. 3
1972

Source : MNHN, Paris

MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

ADANSONIA

TRAVAUX PUBLIÉS
AVEC LE CONCOURS
DU CENTRE NATIONAL DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE
SOUS LA DIRECTION DE

A. AUBRÉVILLE
Membre de l'Institut
Professeur Honoraire
au Muséum

et

JEAN-F. LEROY
Professeur
au Muséum

Série 2

TOME 12
FASCICULE 3
1972

LABORATOIRE DE PHANÉROGAMIE
16, rue de Buffon, Paris (5e)

Source : MNHN, Paris

COMITÉ DE RÉDACTION

A. Aubréville : Membre de l'Institut.
Professeur Honoraire au Muséum national d'Histoire naturelle.
E. Boureau : Professeur à la Faculté des Sciences de Paris.
F. Demaret : Directeur du Jardin Botanique national de Belgique.
P. Jaeger : Professeur à la Faculté de Pharmacie de Strasbourg.
J. Leandri : Professeur au Muséum national d'Histoire naturelle.
J.-F. Leroy : Professeur au Muséum national d'Histoire naturelle.
R. Letouzey : Maître de Recherches au C.N.R.S.
J. Miège : Directeur des Conservatoire et Jardin Botaniques de Genève.
R. Portères : Professeur au Muséum national d'Histoire naturelle.
R. Schnell : Professeur à la Faculté des Sciences de Paris.
M. L. Tardieu-Blot : Directeur de laboratoire à l'E.P.H.E.
J. Trochain : Professeur à la Faculté des Sciences de Toulouse.
M. Van Campo : Directeur de Recherches au C.N.R.S.

Rédacteur en chef : A. Le Thomas.

RECOMMANDATIONS AUX AUTEURS

Les manuscrits doivent être accompagnés de deux résumés, placés en tête d'article, l'un en français, l'autre de préférence en anglais; l'auteur ne doit y être mentionné qu'à la troisième personne. Le texte doit être dactylographié sur une seule face, avec un double interligne et une marge suffisante, sans aucune indication typographique. L'index bibliographique doit être rédigé sur le modèle adopté par la revue.

Ex. : Aubréville, A. — Contributions à l'étude des Sapotacées de la Guyane française. Adansonia, ser. 2, 7 (4):451-465, tab. 1 (1967).

Pour tous les articles de taxonomie il est recommandé aux auteurs de préparer leur index en indiquant les synonymes en *italiques*, les nouveautés en **caractères gras** et les noms d'auteurs des différents taxons.

Le format des planches doit être de 16 × 11 cm après réduction. Les figures dans le texte sont acceptées.

Les auteurs reçoivent gratuitement vingt-cinq tirés à part; le supplément qu'ils doivent indiquer s'ils le désirent sera à leurs frais.

Toute correspondance ainsi que les abonnements et les manuscrits doivent être adressés à :

ADANSONIA

16, rue Buffon. Paris V^{e} — Tél. : 331-30-35
Prix de l'abonnement **1972** : France et Outre-Mer : **80** F
Étranger : **90** F
C.C.P. Paris 1.856.28 J.-F. Leroy

Source : MNHN, Paris

SOMMAIRE

AUBRÉVILLE A. — Les Sapotacées de l'Ile de la Réunion. 337

LEROY J.-F. — Prospection des Caféiers sauvages de Madagascar : sur deux espèces sympatriques du Nord. 345

HALLÉ H. — Les *Begonia* filicifoliés et quatre espèces nouvelles du Gabon (*Begoniaceae*) 359

CAPURON R. — Contribution à l'étude de la flore forestière de Madagascar 375

VEYRET Y. — Études embryologiques dans le genre *Cynorkis* (*Orchidaceae*). 389

LEANDRI J. — Contribution à l'étude des *Croton* malgaches à grandes feuilles argentées 403

STONE B. C. — On the genus *Pandanus* (*Pandanaceae*) in New Caledonia 409

VASSAL J. et Ph. GUINET. — Un *Acacia* américain à pétiole diaphyllodinisé : *A. willardiana* Rose. 420

GUILLAUMET J.-L. — Un procédé de multiplication végétative chez des *Pandanus* malgaches. 429
— Les variations du genre *Rhipasalis* (Cactacées) à Madagascar 433

THOMASSON M. — Remarques sur la végétation des environs de Tuléar (Sud-Ouest malgache). IV : Modèles de ramification et surface foliaire 447

THOMASSON G. — Remarques sur l'*Euphorbia stenoclada* Baill. . . 452

VIANO J. — Contribution à l'étude caryologique des Linaires de Turquie 461

HEBANT-MAURI R. — Le genre *Trichomanes* L. (Fougères Leptosporangiées) 469

DATE DE PUBLICATION DU FASC. 2, 1972 : 1er août 1972.

La publication d'un article dans Adansonia *n'implique nullement que cette revue approuve ou cautionne les opinions de l'auteur.*

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

ADANSONIA. sér. 12 (2) : 337-344. 1972.

LES SAPOTACÉES DE L'ILE DE LA RÉUNION

par A. AUBRÉVILLE

Alors que Madagascar est exceptionnellement riche en genres et espèces de Sapotacées, cette famille est relativement pauvre à la Réunion. On n'y compte que 2 espèces de *Sideroxylon* et une variété, une seule espèce de *Labourdonnaisia* et une seule espèce de *Mimusops*.

L'île Maurice voisine du groupe des Mascareignes est plus riche.

DE CORDEMOY dans sa « Flore de l'île de la Réunion » (1895) a décrit sommairement 5 espèces de *Sideroxylon*, 2 espèces de *Mimusops* dont l'une est un *Labourdonnaisia*. Nous n'avons pas pu consulter son herbier, à l'exception de deux numéros de *Sideroxylon borbonicum*.

Deux échantillons stériles n'ont pu être identifiés. *Séverin Regis n° 14* grand arbre de Saint-Philippe et *Boyer Pierre s. n°*, de la même localité.

Sideroxylon borbonicum A. DC.

Prodr. **8** : 179 (1844).

— *Sideroxylon boivinianum* PIERRE mss.

TYPE : *Bouton 6*, Ile de la Réunion (G.DC).

Arbre. Très jeunes feuilles velues roussâtres, bientôt glabres. Feuilles oblongues ou obovées ou elliptiques, à sommet arrondi, cunéiformes et décurrentes à la base. Limbe très coriace, à bords révolutés, jusqu'à 14 × 6,5 cm. Nervures secondaires peu distinctes d'un reticulum finement maillé de veinules. Pétiole 1-2,5 cm, large, aplati dessus.

Fleurs fasciculées à l'aisselle des feuilles terminales. Pédicelles, 5-15 mm, glabres ou glabrescents. Sépales 3-3,5 mm, glabres ou presque extérieurement, un peu pubescents intérieurement. Corolle : lobes ovés de 3 à 4,5 mm; tube 0,5-0,75 mm vu de l'extérieur, long de 1,5 mm intérieurement, étant prolongé d'une *collerette formée par la soudure de la base des étamines et des staminodes*. Étamines à filets épais, de 3-4 mm long; anthères de 1,5-2 mm. Staminodes lancéolés, à bords légèrement dentelés vers le sommet, 2,5-3 mm, glabres. Ovaire velu.

Source : MNHN, Paris

Pl. 1. — **Sideroxylon borbonicum** A. DC. : **1**, rameau florifère × 2/3 (*28232 SF*); **2**, fragment de corolle × 6; **3**, pistil × 6 (*28212 SF*); **4**, rameaufructifère × 2/3; **5**, graine de face et de profil gr. nat.; **6**, coupe de la graine × 1,5 (*28198 SF*).

Source : MNHN, Paris

Petits fruits obovoïdes de 12 × 8 mm environ, apiculés, pédonculés (environ 12 mm). Graine obovoïde de 10 × 6 mm, lisse, brillante, légèrement 5-côtelée. Petite cicatrice basilaire circulaire, creuse, environ 3 mm diamètre. *Embryon oblique* par rapport à l'axe du fruit.

Cette espèce diffère du type normal des *Sideroxylon* malgaches et africains, par la forme obovoïde côtelée du fruit, non aplatie, par l'embryon oblique, subvertical et non horizontal et par la collerette des étamines et staminodes dépassant le niveau de soudure des lobes de la corolle.

MATÉRIEL EXAMINÉ :

LA RÉUNION : *Bernier 1269* (fl.); *Boivin s. n.*, type du *Sideroxylon boivinianum* Pierre (P); *Capuron 28178*, grand arbre, fleurs à corolle et filets staminaux roses, « bois de fer bâtard », forêt de marelongue, au-dessus de Saint-Philippe (fl. nov.); *28198*, arbre de 6-8 m sur 0,4 m de diamètre, fruits noirs à maturité, très juteux « natte coudine », escarpements rocailleux dominant la rive droite du bras de Benjoin, vers 900 m d'altitude, route de Cilaos (fr. nov.); *28212*, petit arbre, corolle rosée « natte coudine », petit maturum au-dessus de Cilaos (fl. nov.); *28232*, forêt de Bélouve entre la maison forestière et le trou de Fer (fl. et fr. nov.); *Du Petit-Thouars s. n.; Frappier 363*, « natte cochon »; *366* (fr.); *Cordemoy 47, 49;* Herbier *Desvaux 22*, petit arbre (fl.); *Lam et Meeuse 5226*, Hell-vourg, Terre plate; *Lemèziene 8542* étiqueté « *Sideroxylon cinereum* Lamarck; *M. G. de l'Isle 558*, arbre. Brûlé de St-Denis (fl. août); *345; Richard 31* (fl.); *32* (fl.); *2941*, Brûlé de St-Rose (j. fr.); *n°?* arbre à la plaine des palmistes et sur le versant des montagnes (j. fr.); *421* (fr.); *Friedmann 911*, Plaine d'Affouches (fl. fév.); *987*, route du Maïdo, 1 800 m (fl. fév.); *747, 749*, ravine basse vallée 800 m (fl. fr. nov.); *780*, petit arbre 4 m, fruits bleu-noir, col de Bellevue; *1084*, arbuste 6 m, Plaine des Chicots (fl. fév.); *Bosser 20083*, petit arbre, vestige de végétation primaire, Cilaos (fr. mars); *12116*, arbuste 3 m, altitude 1 800 m, Plaine des Chicots (fr. mai); *Lebon s.n.*, arbre 6-8 m, Cilaos, fl. violettes, altitude 1 200 m (fr. nov.); *Maillot 25*, Saint-Philippe.

Var. **capuronii** Aubr.

A typo recedit foliis oblongis usque ad 15 × 6 cm et praecipue petiolis longioribus usque ad 3 cm. Flores brevissime pedicellati, pedicello tantum 5 mm longo nec circa 1 cm ut in typo.

Se distingue du type de A. DC. par ses feuilles oblongues, mesurant jusqu'à 15 × 6 cm, et surtout par des pétioles plus longs, *atteignant 3 cm.* Les *fleurs sont très courtement pédicellées.* Le pédicelle ne dépasse pas 5 mm, tandis que dans l'espèce type il est de l'ordre de 1 cm.

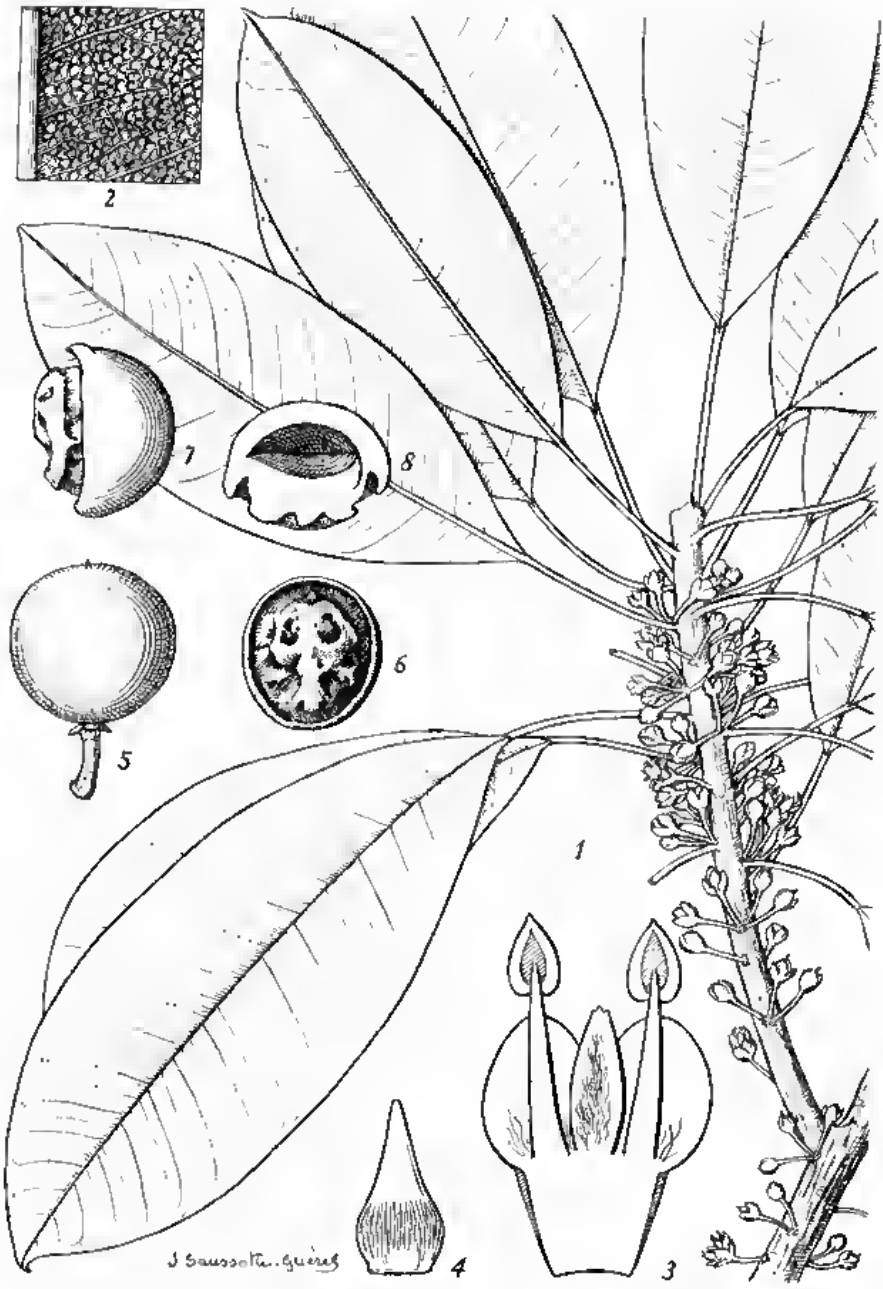
TYPE : *Capuron 28178*, grand arbre, fleurs à corolle et filets staminaux rosés, « bois de fer bâtard ». Forêt de Mare Longue, au-dessus de Saint-Philippe (fl. nov.).

Friedman 1280, arbre 10-12 m, altitude 500 m, Saint-Philippe (Mare Longue) (fl. juin); *1255*, arbuste 7 m, Anse des Cascades (fl. juin).

Sideroxylon majus (Gaertn. f.) Baehni

Boissiera **11** : 130 (1965).
— *Calvaria major* GAERTN. f., Fruct. 3, suppl. : 116, t. 200 (1805).
— *Calvaria cerebellina* COMMERS. ined, in GAERTN., ibid. (1805).

Source : MNHN, Paris



Pl. 2. — **Sideroxylon majus** (Gaertn. f.) Baehni : **1**, rameau florifère × 2/3; **2**, détail du limbe; **3**, fragment de corolle × 5; **4**, pistil × 5; **5**, fruit × 2/3; **6**, graine de face × 2/3; **7-8**, autre graine de profil et en coupe × 2/3 (*SF 28185*).

Source : MNHN, Paris

— *Sideroxylon imbricarioides* A.DC., Prod. **8** : 180 (1844).
— *Sideroxylon laurifolium* COMMERS. (P.).
— *Calvaria imbricarioides* (A. DC.) ENGL. in DUB., Ann. Mus. Col. Marseille, **20** : 85 (1912); HILL, Annals of Bot., ser. nov., **5** : 589 (1941).

TYPE : Collection graines, Muséum Paris, Réunion.

Jeunes feuilles finement pubescentes dessous, mais rapidement glabres. Feuilles en touffes au sommet d'épais rameaux, oblongues, atténuées au sommet, cunéiformes et décurrentes à la base. Limbe jusqu'à 21 × 6 cm. Fin et dense réseau de veinules saillantes duquel se distinguent mal de nombreuses et fines nervures secondaires. Forte nervure marginale. *Pétiole grêle, finement canaliculé, jusqu'à 4 cm.*

Fleurs en fascicules axillaires vers l'extrémité des rameaux. Pédicelles un peu pubescents, environ 5,5 mm. Sépales environ 3,4 mm, *pubescents sur les 2 faces*, faiblement pubescents sur les sépales les plus extérieurs. Corolle : lobes ovés de 3,75-4 mm un peu velus à la base des filets des étamines; tube 2 mm. Étamines : filets 5 mm un peu élargis à la base; anthères 2 mm. Staminodes lancéolés ou triangulaires presque aussi longs que les lobes, enroulés avant l'anthèse, 3-3,25 mm, *très velus intérieurement.* Ovaire velu.

Fruits sphériques environ 3-3,5 cm de diamètre, apiculés. Pédoncules environ 1 cm. Graines à tégument très dur et très épais. Hémisphère supérieur poli comme un crâne nu. Partie inférieure aplatie, lisse, marquée par 4 cavités, et ressemblant à une tête de mort (*Pothier 5185*) ou au contraire, très bombée et très sculptée (type vu par GAERTN).

MATÉRIEL EXAMINÉ :

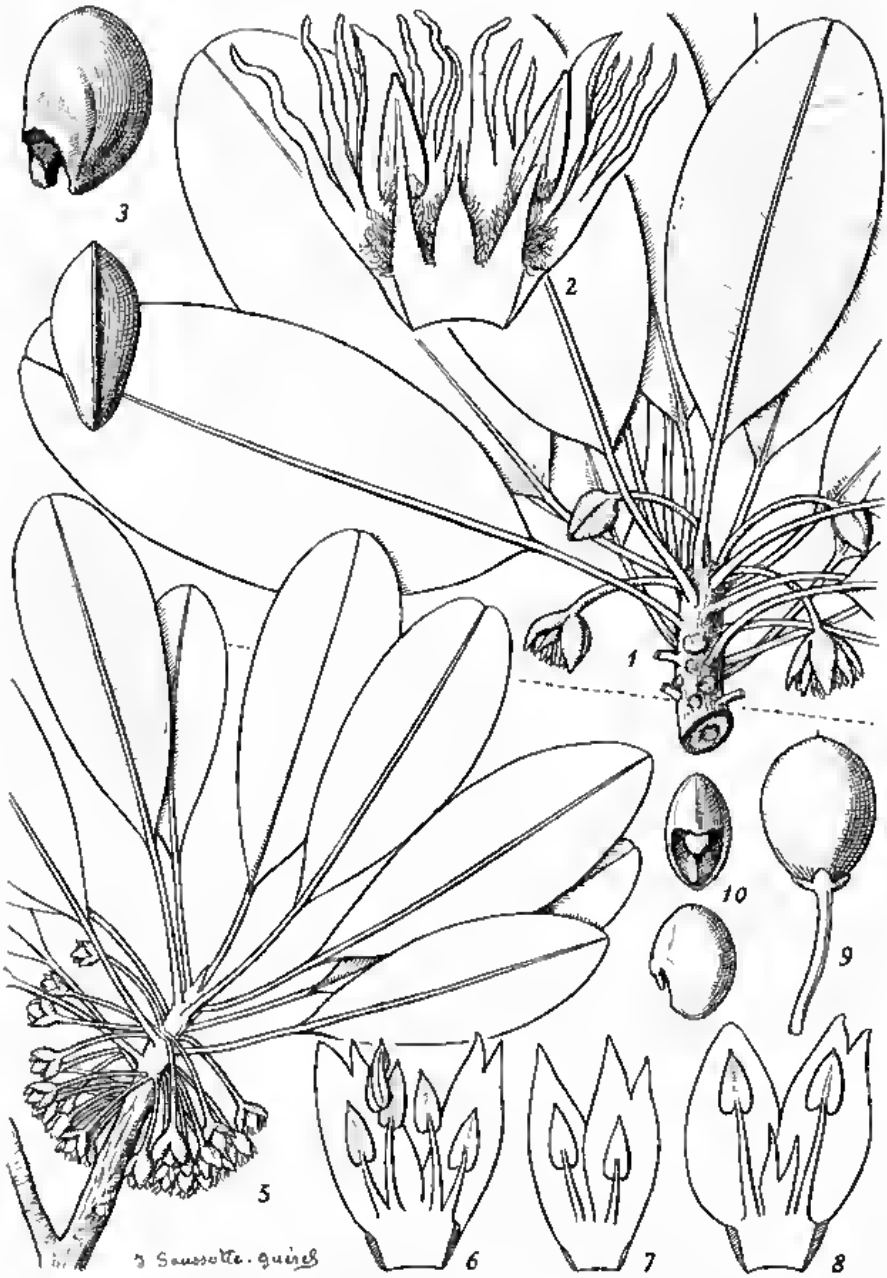
LA RÉUNION : *Boivin s.n.*, (1847-1852); *s.n.*, bois de la rivière de l'Est; *Commerson s.n.*, type de *Sideroxylon imbricarioides* A. DC. « bois de fer, vers la mi-janvier 1772 (fl.); type de *Sideroxylon laurifolium; Pothier 5185*, « bois de fer », « tête de mort », arbre 15-35 m, 0,7 à 1 m de diamètre (fr. oct. 1885); *Friedmann 1082*, arbuste 7 m, 40 cm de diamètre; Dos d'âne (Cap noir) (fl. fév.); *Franqueville s.n.* (fl.) in herb. Richard; *Echantillons s.n., s. loc.:* Herbier Jussieu « bois de fer »; Herbier Kunth (1825), fl.

Labourdonnaisia calophylloides Bojer

Hortus Mauritianus 199, 1837, nomen; Mém. Soc. Phys. Genève 9, 295 (1841).
— *Labourdonnaisia revoluta* BOJER, H. Maur. : 199 (1837), nomen; Mém. Soc. Phys. Genève; 297 (1841).

Feuilles oblongues elliptiques obovées, arrondies au sommet, cunéiformes, groupées au sommet de rameaux épais. Limbe coriace, à bords révolutés, glabre, 4-8 cm de longueur, 2,5-4 cm de largeur. Nervure médiane déprimée dessus, proéminente dessous. Nervures secondaires et nervilles parallèles, très nombreuses et très fines, tracées jusqu'à la marge. Pétiole canaliculé de 2-3 cm de longueur.

Source : MNHN, Paris



Pl. 3. — **Mimusops maxima** (Lam.) Vaughan : **1**, rameau florifère × 2/3; **2**, fragment de corolle × 4; **3**, graine de profil et de dos × 2/3 (*Friedmann 935*). — **Labourdonnaisia calophylloïdes** Bojer : **5**, rameau florifère × 2/3 (*Friedmann 1950*); **6-7**, fragments de 2 corolles × (4 *SF 28171*); **8**, fragment de corolle × 4 (*SF 28159*); **9**, fruit × 2/3; **10**, graine de face et de profil × 2/3 (*SF 28171*).

Source : MNHN, Paris

Fleurs fasciculées au sommet des épais rameaux feuillés. Pédicelles de 1-2 cm, glabres ou presque. Calice à 3 + 3 sépales de 5-7 mm, pubescents extérieurement. Corolle à 12-15 lobes souvent irréguliérement divisés au sommet en 2-3 dents, de 11 mm environ de longueur; tube court, 1-1,25 mm; certains lobes peuvent être irréguliérement et assez profondément divisés. *Étamines en nombre irrégulier 12-21;* filets 3-3,5 mm, anthères 2 mm, apiculées. *Présence très irrégulière, ou 0,* de staminodes bifides ou dentelés (jusqu'à 10), 0,5-1,5 mm. En général une étamine est opposée à un lobe, mais parfois certaines étamines épipétales se groupent par 2. Ovaire pubescent à 6-8 loges.

Fruits environ 2,5 cm de longueur sur 2 cm de diamètre. Une seule graine ellipsoïde d'environ 2 cm de longueur, 1,5 de largeur, 1 cm d'épaisseur, marquée sur la moitié inférieure de la face ventrale d'une profonde cavité.

TYPE : *Bojer,* Maurice (BM). D'après un bouton : corolle à 12 lobes et 2 × 6 étamines fertiles, chacune opposée à un lobe.

MATÉRIEL EXAMINÉ :

LA RÉUNION : *Desvaux 106,* gros arbre; *Richard 296, 620,* très grand arbre; *Commerson s. n.,* « Le Bardottier » ou « natte à petite feuilles »; *Boivin 1270; Frappier 380, 381, 382, 383; Capuron 28171,* Forêt de Mare Longue, au-dessus de Saint-Philippe (fl. fr. nov.) « petite natte »; *28241,* arbre de 6-7 m. Dos d'Ane : partie supérieure du sentier du Bras de Sainte-Suzanne (fl. nov.); *28159,* Le Brûlé de Saint-Denis vers 850-900 m d'altitude (fl. janv.); *Bosser 11972,* arbre 10 m, forêt ombrophile de basse altitude, 300 m, Saint-Philippe, Mare-Longue; *Friedmann 1050,* arbre de 15 m, Saint-Philippe, Mare-Longue (fl. fr.); *Séverin Regis 14,* Saint-Philippe, arbre 25-30 m (fl. déc.); *Lamet Valentin s. n.,* Hauts de Saint-Benoit.

MAURICE : *Bojer s. n.* (BM); *Dijoux s. n.,* savane sèche; *Capuron 28259,* « Scrub » sur terrain plus ou moins mouilleux, à l'est de la forêt de Maccabée (fl. fév.).

Mimusops maxima (Lam.) Vaughan

Maur. Inst. Bull. I : 56 (1937).

— *Imbricaria maxima* LAM., Ill. 2 : 436, tab. 300 (1792); Encycl. méth., Bot. 4 : 433 (1798), descr. et commentaires rédigés par POIRET.
— *Mimusops imbricaria* WILLD., Spec. 2 : 326 (1799).
— *Imbricaria borbonica* GAERTN., Fruct. 3 : 133, tab. 206 (1807).
— *Imbricaria gigantea* PIERRE mss.
— *Mimusops maxima* (POIR.) VAUGHAN sensu BAEHNI, Boissiera 11 : 139 (1965).

TYPE : *Commerson,* Natte à grandes feuilles (1771). Ile Bourbon.

Feuilles en touffes à l'extrémité d'épais rameaux, oblongues, elliptiques, à sommet arrondi, obtuses et décurrentes à la base. *Limbe très coriace,* 8-12 × 4-6 cm, glabre. Nombreuses nervures secondaires, peu accusées, se distinguant à peine d'un reticulum dense de nervilles. Pétiole 2,5-4,5 cm.

Fleurs fasciculées à l'extrémité des rameaux. Pédicelles environ 2,5 cm, tomenteux brun. Sépales externes tomenteux brun, triangulaires aigus,

Source : MNHN, Paris

1,3 cm de longueur sur 0,45 cm de largeur. Sépales internes aussi longs, mais plus étroits, tomenteux gris, 0,3 cm de largeur. Corolle 8 lobes oblongs, hauteur totale 1 cm; munis de 2 appendices dorsaux, 3-4 laciniés; tube court 2 mm. Étamines apiculées 6,5 mm, à très courts filets velus. Staminodes triangulaires, courts, 3 mm, velus extérieurement. Ovaire pubescent, 8 loges.

Fruits subsphériques de la grosseur d'une pomme moyenne, 3-6 graines.

Graine aplatie, 3,5 cm de longueur, 2,5 cm de largeur et 1,5 cm d'épaisseur, lisse, avec une cicatrice basale elliptique.

Arbre pouvant atteindre 25-30 m, à fût droit. Floraison en janvier. Fructification en novembre-décembre.

Matériel examiné :

La Réunion (Bourbon) : *Pothier s. n.* Natte à grandes feuilles, ou, grand natte. Arbre 30-35 m, du littoral jusqu'à 500 m d'altitude. Type du *Mimusops gigantea* Pierre (n° *5559 Pierre*). Fruit 9 cm long sur 7,5 cm de diamètre. 2 graines 5 × 3 × 1,5 cm; *Frappier* (1853-1863) *326; Richard 117*, « *Imbricaria borbonica* »; *Boivin 1271* (1847-1852) in herb. Bernier; *Du Petit-Thouars s. n.; Service forestier s. n.*, Saint-Philippe, arbre 15-20 m. Altitude 200-300 m (fl. janv.); *Friedmann 909*, grand natte, arbuste 6-7 m, route de Plaine d'Affouches (fl. fév.); *935*, arbuste 3 m, début du sentier de Rivière Saint-Denis, à partir de Plaine d'Affouches (fl. fév.); *Capuron 28244*, arbre de 7-15 m et plus, grand natte, Dos d'Ane, partie supérieure du bras de Sainte-Suzanne (fl. nov.).

Laboratoire de Phanérogamie
Muséum - Paris.

Source : MNHN, Paris

ADANSONIA, ser. 2, 12 (3) : 345-358. 1972.

PROSPECTIONS DES CAFÉIERS SAUVAGES DE MADAGASCAR : SUR DEUX ESPÈCES SYMPATRIQUES DU NORD

par Jean-François LEROY

En 1933 [1], JUMELLE décrivit un Caféier prétendument nouveau de Madagascar sous le nom de *Coffea diversifolia*, concluant ainsi son étude d'un matériel récolté par PERRIER DE LA BATHIE l'année précédente et mis en collection sous le numéro *18846*. En fait, la collecte en cause, représentée dans l'Herbier du Muséum par 5 parts mérite une attention spéciale. L'une d'elles (n° 1) [2] ne porte aucune indication manuscrite ni de PERRIER, ni de JUMELLE. Deux autres (n°s 2 et 3) portent, chacune, l'inscription suivante de la main de PERRIER :

« C (N). (Forme A. rameaux provenant du même pied) *Coffea Bonnieri* Dubard. Arbuste de 2-3 mm, à f. persistantes. Près du Camp d'Ambre, vers 800 m alt. Novembre 1932. »

L'attribution spécifique « *Bonnieri* Dubard » a été rayée par JUMELLE qui a écrit au-dessus : « *diversifolia* Jum. ». La part n° 4 porte, de la main de PERRIER :

« C (N). (forme B). *Coffea*. à quelques mètres de forme A. même localité, même date. »

Après *Coffea*, JUMELLE a ajouté : « *diversifolia* Jum. » La part n° 5 porte, de la main de PERRIER :

« C(N). (forme C). *Coffea*. à quelques mètres de forme A. même localité. même date. »

Après *Coffea*, JUMELLE a ajouté : « *diversifolia* Jum. ».

En premier lieu, et cela invite à la prudence, on doit noter qu'il résulte des strictes indications de PERRIER, que deux ou trois individus ont été désignés par le même numéro *18846*.

Par ailleurs, l'observation un peu attentive du matériel montre qu'une erreur a été commise à un stade quelconque des manipulations entre la récolte et l'attachage.

En effet, sur les parts 1, 2 et 3 ont été fixés des fragments de deux

1. JUMELLE, H. — Caféiers sauvages de Madagascar. Ann. Mus. Col, Marseille, sér. 5, 1 : 5-14 (1933).
2. Les numéros des parts sont de nous.

Source : MNHN, Paris

espèces nettement distinctes, les parts 4 et 5 étant homogènes. PERRIER n'a pas su reconnaître l'existence de deux taxons et, les confondant, il a pensé — deuxième erreur — qu'il se trouvait devant le *C. bonnieri* décrit par DUBARD en 1905 d'après un matériel provenant également du Camp d'Ambre. JUMELLE, trompé par l'éminent collecteur, qui affirmait avoir prélevé les divers rameaux sur un même pied, a raté lui-même la découverte.

A la vérité, nous nous trouvons devant deux espèces : l'une, déjà décrite, *C. augagneuri* Dubard, l'autre inédite que nous nommerons *C. jumellei*, rassemblées sous le même numéro *18846*.

Voici la composition des 5 parts de ce numéro :

Part 1 : rameaux de *C. jumellei* avec fruits en place ou détachés, et boutons floraux — rameaux de *C. augagneuri* avec boutons floraux.

Part 2 (forme A) : rameaux de *C. augagneuri* en fleurs — rameau de *C. jumellei* stérile.

Part 3 (forme A) : rameaux de *C. augagneuri* en fleurs — rameaux de *C. jumellei* en fruits.

Part 4 (forme B) : rameaux de *C. jumellei* en fleurs.

Part 5 (forme C) : rameau de *C. jumellei* avec 1 fruit.

L'ÉTUDE DE JUMELLE

Cet auteur a précisé qu'en nommant l'espèce qu'il croyait fonder *C. diversifolia*, il faisait « allusion aux variations non de la forme de ses feuilles, mais de leurs dimensions ». Le *C. jumellei* a, en effet, des feuilles plus petites que celles du *C. augagneuri :* « les limbes ne sont jamais très grands, écrit JUMELLE, car ils ne dépassent guère 7,5 cm sur 3,5 cm, mais ils peuvent n'avoir que 2 cm sur 1 cm. Chaque rameau d'un pied ou chaque pied ne portant souvent que des feuilles de même taille à peu près. Il y a donc des pieds ou des rameaux à petites feuilles, qui sont ordinairement les plus acuminées et des pieds ou des rameaux à plus grandes feuilles, à acumen beaucoup moins prononcé ou nul ».

Il est surprenant que ces observations exactes n'aient point entraîné, chez leur auteur, l'idée d'un problème. Celui-ci, une fois posé, se résout presque aussitôt. Deux catégories de rameaux sont ici présents, la dissemblance des feuilles (taille, forme, texture) étant corrélative de tout un ensemble de caractères dans les autres parties.

Il semble que la description des fleurs faite par JUMELLE se rapporte principalement aux fleurs du *C. augagneuri :* « fleurs ordinairement par 2 et 4[1] à chaque aisselle de feuille. Le calicule inférieur est muni de deux grands lobes; le calicule supérieur le dépasse de beaucoup. La corolle est à 5 à 7 lobes, mais généralement à 6. La partie cylindrique du tube a 9 mm environ depuis la base du calicule inférieur et 5 mm à partir du sommet de l'ovaire... ».

Nous avons par ailleurs la certitude, fondée sur deux raisons, que les fruits décrits sont ceux du *C. jumellei :* 1°) la maturité des fruits chez le *C. augagneuri* se situerait en mai. Les spécimens en collection (*18846*)

1. Je n'ai vu aucun exemplaire ayant 3-4 inflorescences par aisselle.

Source : MNHN, Paris

ne portent pas de fruits. (Le seul fruit connu provient du spécimen-type); 2°) la description (fruits petits, elliptiques, 8-11 mm × 5-7 mm, parche tendre; graines 7,5-8 mm × 5-5,5 mm) est bien celle des fruits du *C. jumellei*, conservés en herbier, à l'exclusion de toute autre espèce.

Sans doute la confusion commise par JUMELLE reste surprenante, mais qu'elle n'ait point été décelée par les auteurs subséquents (GAFFIER, CHEVALIER) ne l'est pas moins. Le cas de GAFFIER sera considéré plus loin. Quant à celui de CHEVALIER (1936-1947), il s'explique aisément, mais n'apporte aucun élément nouveau. La confusion est maintenue à l'état même où l'avait instituée PERRIER : le *C. diversifolia* redevient un *C. bonnieri;* l'analyse morphologique est sacrifiée au profit de l'utilisation simpliste de l'argument biogéographique.

Nous allons reprendre ci-dessous l'étude écotaxonomique comparative de ces deux espèces et tenter de donner les diagnoses absolues et différentielles les concernant.

***

Le *Coffea augagneuri* fut rencontré pour la première fois en 1897 par un colon de la Montagne d'Ambre, MOGENET, dans « les parties boisées du petit Sakaramy, à 4 km de l'exploitation de l'Espérance ». Et ce fut DUBARD qui en établit le statut taxonomique en 1906, d'après un maigre matériel réduit à des rameaux feuillés et à un seul fruit immature. L'espèce paraissait d'une extrême rareté; et DUBARD ne laissait guère d'espoir quant à un projet d'étude de la structure de l'espèce : « depuis (c'est-à-dire entre 1897 et 1906), écrivait-il, des cultures sous bois ont été établies en cet endroit et l'on n'y trouve plus la forme en question; peut-être n'existe-t-elle à l'heure actuelle que dans la propriété de notre correspondant où l'on voit encore deux pieds obtenus de semis. Ce n'est donc guère qu'une simple curiosité scientifique ». Un nouvel envoi de MOGENET permit à DUBARD, l'année suivante, de décrire les fleurs. Il était représenté par 3 parts — provenant probablement des cultures de MOGENET — constituées de rameaux tous en fleurs sauf un; exception d'un intérêt particulier car ce rameau sans fleurs porte des infrutescences partielles (réduites à des axes porteurs de 2 involucres persistants après la chute des fruits) dans les aisselles de feuilles sur bois de l'avant-dernière phase d'activité.

En novembre 1932 survint la récolte de PERRIER qui devait être à l'origine des errements que nous venons de signaler (nous les avions décelés dès 1967). En 1966, soit 34 ans après PERRIER, 69 ans après MOGENET, nous avions retrouvé l'espèce dans les bois de Sakaramy, localité où elle avait été découverte par MOGENET. Nous l'avions rencontrée aussi aux environs d'Anivorano-N mais sous l'aspect de formes à grandes feuilles très nettement divergentes. Toutes ces stations furent confirmées encore lors de notre voyage en 1970 et l'espèce put être mise en culture dans les stations de l'I.F.C.C. Nous rapportons aussi au *C. augagneuri* les spécimens stériles récoltés par GUILLAUMET, botaniste de l'O.R.S.T.O.M. (route de Joffreville, août 1968).

Source : MNHN, Paris

Voici le statut et la description de cette espèce :

Coffea augagneuri Dubard (Pl. 1,3).

Bull. Jard. Col. Nogent-sur-Marne **6**, 2 : 20 (1906); Bull. Mus. Paris **4** : 279-280 (1907); MARIANI, Les Caféiers. Structure anatomique de la feuille, Lons-le-Saunier (1908). — *C. bonmeri* var. *diversifolia* CHEV., *p.p.* Rev. Bot. Appl. **28** : 833 (1938); Les Caféiers du Globe, II, tab. 86 et 88 (1942); III : 155 (1947).

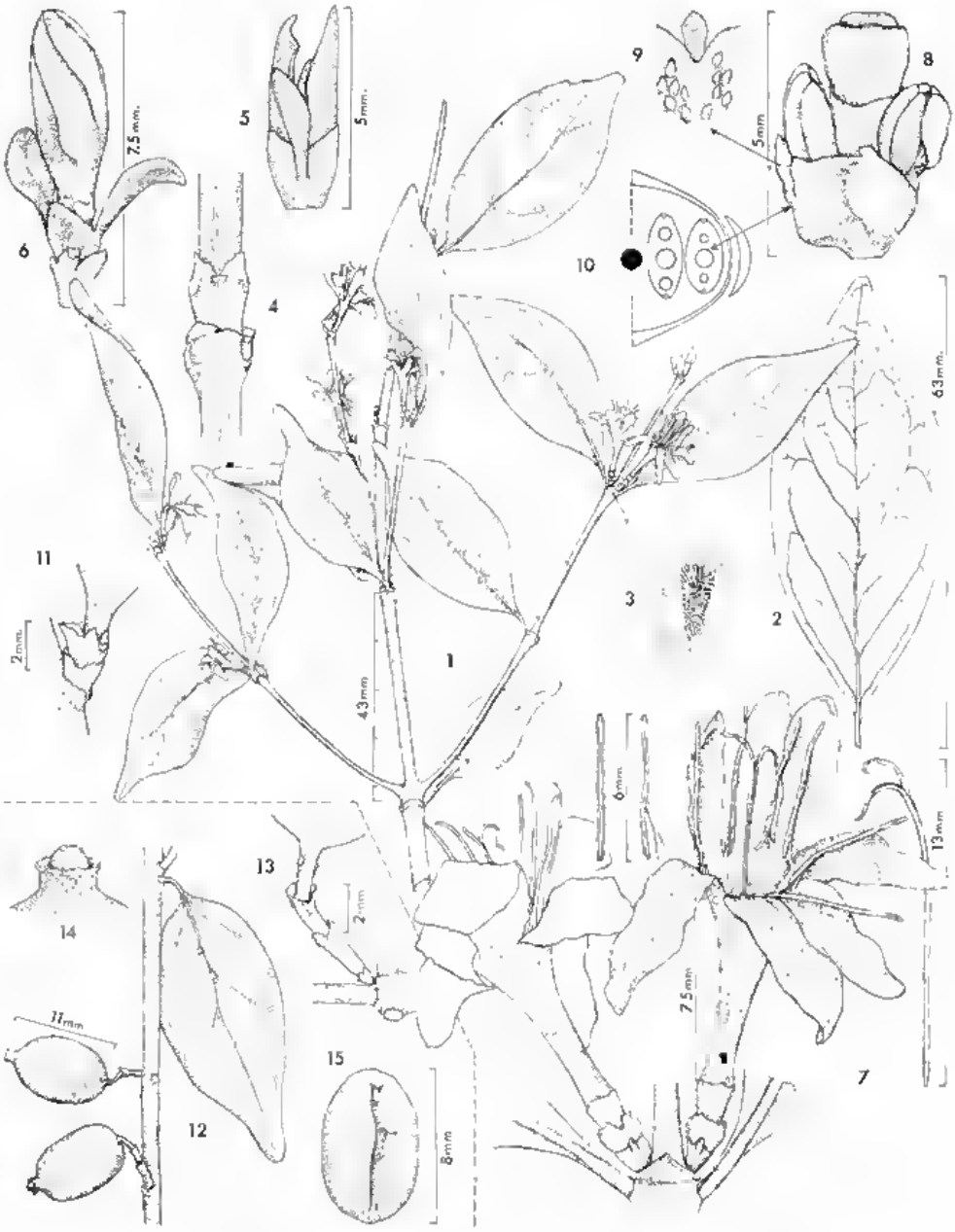
Arbuste de 2-3 m à feuilles persistantes, à rameaux assez épais glabres ou subglabres, roussâtres à l'état jeune, devenant gris-cendrés. Feuilles à limbe subcoriace, glabre, discolor à l'état sec, lancéolé-oblong, atténué aux 2 extrémités, se terminant insensiblement sur le pétiole d'un côté, formant de l'autre un acumen large et obtus; 5-7 paires de nervures secondaires fines, à peine visibles sur le dessus, formant un angle de ± 50° avec la nervure médiane; nervures tertiaires peu visibles; reticulum non ou peu apparent; pétiole glabre, 3-6 mm; domaties axillaires abondamment pubescentes, atteignant 1 mm dans leur plus grand axe, et recouvrant souvent la nervure axillante (sans la dépasser). Stipules persistantes, glabres, ± triangulaires ou arrondies en anneau, tronquées ou apiculées, devenant scarieuses, longues de 1-2 mm. Nodoïde jeune glabre, avec une paire de microfeuilles longues de ± 2,5 mm; nodoïde ancien avec cicatrices foliaires et stipules glabres, scarieuses.

Inflorescences généralement 1-flores, parfois 3-flores, 1-2 dans les aisselles foliaires des nœuds terminaux (n) et souvent des nœuds subterminaux (n-1) et parfois des nœuds antérieurs (n-2, n-3). Fleur subsessile terminant un axe bref portant 2 involucres, l'inférieur recouvrant partiellement le supérieur qui, à son tour, enveloppe la base du calice, l'ensemble des 2 involucres atteignant une longueur de 2,5-3,5 mm; involucre inférieur avec microfeuilles pouvant atteindre 1 mm et enveloppant parfois une inflorescence 3-flores; involucre supérieur avec microfeuilles de 1-4 mm; les 2 involucres tapissés intérieurement de poils sécréteurs. Calice à bord libre subnul, sinué. Corolle à (5-) 6 (-7 -8) pétales obtus, longs de 6-7 mm, larges de 0,7 mm, soudés en un tube de 6,5-7,5 mm de long, évasé au sommet. Étamines (5-) 6 (-7 -8), à filet linéaire de 2,5 mm de long; anthères de 6 mm de long, fixées au-dessous de leur milieu. Style — avec stigmate — de 13 mm de long.

Fruit solitaire, glabre, de 11 mm × 7 mm, courtement pédicellé, à pédicelle épais fixé à l'extrémité d'un axe bref portant les 2 involucres persistants; endocarpe épais, très ligneux, graine inconnue.

OUEST (N) : Montagne d'Ambre, parties boisées du petit Sakaramy, *Mogenet 4* (type in DUBARD, Bull. Jard. Col. Nogent-sur-Marne : 520, 1906); Montagne d'Ambre, *Mogenet s. n.; Perrier 18846*, près du Camp d'Ambre vers 800 m d'altitude forme A, *p. p.*, nov. 1932; *Leroy III-30*, bois de Sakaramy, 6.11.1966, bout. fl.; *III-41*, bois d'Anisandoko, 9.11.1966; *III-50*, forêt de Mahory-Marotaolana, 13.11.1966, bout. fl.; *II-2*, bois de Sakaramy, 13.11.1970; *II-10*, bois de Nosibe, S. de Marotaolana, 14.11.1970; *II-9*, bois de Nosibe, 14.11.1970; *II-3*, bois de Nosibe, 14.11.1970, bout. fl.; *II-18*, bois de Nosibe, 15.11.1970; *Guillaumet 2184*, forêt humide, très dense, 510 m d'altitude, route de Joffreville, 4.8.1968; *Guillaumet 2185, 2186, 2188*, mêmes localités que *2184*.

Source : MNHN, Paris



Pl. 1. — **Coffea augagneuri** Dubard : **1,** rameau florifère; **2, 3, 4,** feuille domatie, nœud et nodoïde ancien; **5,** nodoïde jeune à l'époque du débourrement (2 jeunes feuilles sont en train d'en sortir); **6,** une inflorescence non épanouie (2 involucres partiellement emboîtés); l'involucre supérieur enveloppant largement le calice et portant une paire de phyllomes bien développés; **7,** 2 inflorescences solitaires (fleurs épanouies); **8,** inflorescence 3-flore; **9,** détails de l'involucre basal (poils sécréteurs à l'intérieur); **10,** diagramme d'une aisselle portant 2 inflorescences 3-flores (chaque fleur est représentée par un cercle); **11,** axe d'une infrutescence (2 involucres persistants; pédicelle bref). — **Coffea jumeliei** J.-F. Leroy : **12,** segment d'un rameau fructifère; **13,** axe d'une infrutescence (3 involucres persistants; fruit pédicellé); **14,** sommet d'un fruit mûr; **15,** graine. — 1, 2, 3, 6, 7, 8, 9, *Perrier 18846 forme A, part 2*; 4, 11, *Dubard 1907*, type de *C. augagneuri*; 5, *Dubard 3261*; 12, 14, 15, *Perrier 18846, part 1*; 13, *Perrier 18846, forme A*, type de *C. diversifolia* (Mme Lemeux del.).

Source : MNHN, Paris

PHÉNOCYCLE [1]

Une reprise d'activité des bourgeons s'effectue en novembre-décembre, c'est-à-dire à l'époque où commence la saison des pluies, mais nos connaissances actuelles ne permettent pas de préciser les phases des processus d'initiation et de différenciation. L'analyse des récoltes que nous avons faites dans les bois d'Antsandoko (250 m-300 m alt.), au sud d'Anivorano-Nord, le 9 novembre 1966, nous permet de noter que les parties terminales des rameaux se décomposent ainsi :

1° les axes, ramifiés ou non, de la dernière phase d'activité, à écorce roussâtre sont constitués de 1-2 nœuds (ou plus) avec feuilles adultes, de 1 nodoïde basal, et d'un bourgeon végétatif terminal. Les bourgeons terminaux sont à des phases de développement très différentes, certains aux tout premiers débuts du débourrement (stipules entr'ouvertes coiffées d'une petite boule de résine), d'autres avec stipules ouvertes et nodoïde visible ayant sécrété sa propre résine. On observe aussi, parfois, à ce stade plus avancé, qu'un bourgeon latéral pointe hors des stipules;

2° les segments de la phase d'activité immédiatement antérieure constitués eux aussi de 1-2 nœuds avec feuilles et de 1 nodoïde basal;

3° les segments d'activité de la phase d'activité ayant précédé la phase 2 constitués de même et pouvant porter encore des feuilles.

Il y aurait donc 3 générations de feuilles, mais les correspondances avec les conditions de milieu comme les durées des phases ne sont pas établies.

Une analyse comparable à la précédente faite sur une plante de la forêt de Nosibé 10 km plus au N (près de Marotaolana) (*A 962*), permet d'établir certains faits. A la date du 14 novembre 1970, la plante présente des bourgeons végétatifs et génératifs en plein débourrement, la résine enveloppant les boutons floraux s'écaille et tombe, la corolle est presque complètement dégagée, l'anthèse n'est pas loin. Les bourgeons végétatifs sont à des stades différents; certains très attardés par rapport aux bourgeons génératifs. Les bourgeons génératifs sont situés aux nœuds terminaux et sub-terminaux.

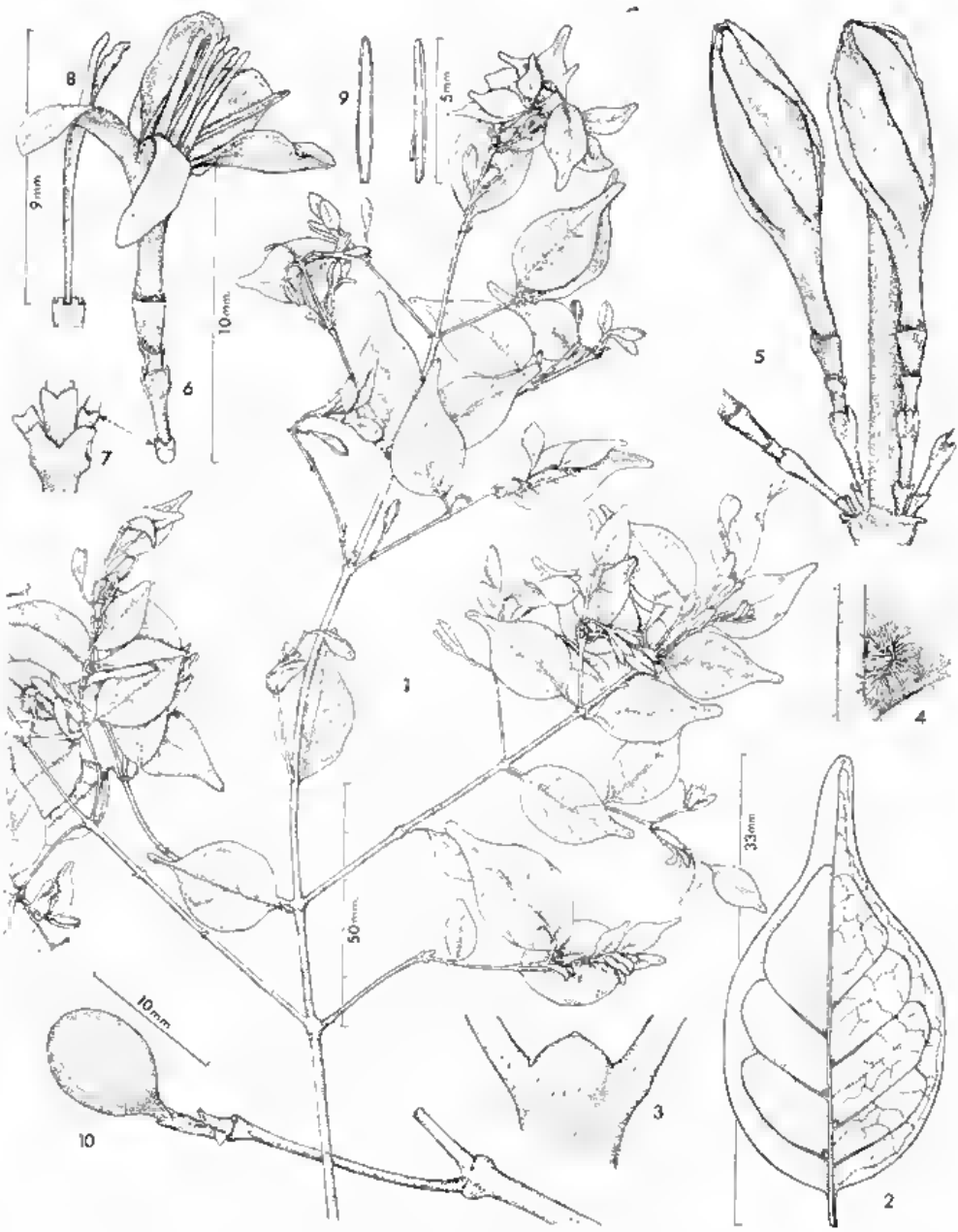
En résumé : floraison en novembre-décembre, à l'aisselle de feuilles adultes de la dernière génération, maturation des fruits jusqu'en mai. Pendant la maturation, activité végétative aboutissant à la constitution de rameaux avec feuilles.

Persistance des feuilles pouvant aller jusqu'à la 3e génération. Inflorescences exclusivement aux aisselles foliaires de la dernière génération adulte. Fruits aux aisselles de l'avant-dernière génération adulte.

***

1. La phénologie n'étant encore qu'une science à peine ébauchée nous proposons sans trop la définir la notion de phénocyle en botanique pour désigner les périodes de caractère cyclique et régulier au cours desquelles s'édifie et se renouvelle le corps végétatif et génératif de la plante; de la graine à la graine, ou de l'initiation des bourgeons (végétatifs et génératifs) à l'initiation des bourgeons suivants. Chez le Caféier par phénocycle on désigne la carrière d'une génération de bourgeons ; il y a, liés entre eux, un phénocycle végétatif et un phénocycle génératif.

Source : MNHN, Paris



Pl. 2. — **Coffea jumellei** J.-F. Leroy : **1**, rameau florifère; **2, 3, 4**, feuille, stipule et domatie; **5**, inflorescences par deux dans chaque aisselle; **6**, fleur épanouie (le pédicelle, ici court, s'allongera au cours de développement; l'axe involucré est fin et allongé); **7**, nœud ancien avec stipule fendue, cicatrices foliaires, bases inflorescentielles, et un nodoïde ancien au-dessus du nœud; **8, 9**, style et anthère; **10**, un fruit en place. — De 1 à 9, *Perrier 18846, forme B, part 4*; 10, *Perrier 18846, forme C, part 5*. (Mme Lemeux del.)

Source : MNHN, Paris

Le *C. jumellei* est une espèce fort bien caractérisée dont voici le statut et la diagnose :

C. jumellei J.-F. Leroy, *sp. nov* (Pl. 1, 2, 3).

— *C. diversifolia* Jum., *p. p.*, Ann. Mus. Col. Marseille, ser. 5, **1** : 12 (1933); GAFFIER, ibid. : 15-27.
— *C. bonnieri* var. *diversifolia* CHEV., *p.p.* Rev. Bot. Appl. **28** : 833 (1938); Les Caféiers du Globe **3** : 155 (1947); **2**, tab. 86, 88 (1942).

Frutex 2-3 m altus, ramulis gracilibus puberulis, foliis persistentibus. Folia glabra, lamina ovali acuminata tenui margine recurvata, ad 5 cm longa, 1,5-2 cm lata; nervi laterales (3-) 4 (-5)—jugi, arcuato-adscendentes, prope marginem anastomosantes; petiolus c. 3 mm longus, modice canaliculatus puberulus; nervi minores vix visibiles; domatia axillaria pilifera 2-3-juga; stipulae novellae puberulae c. 1 mm longae.

Inflorescentiae axillares uniflorae solitariae v. geminae, axe gracile 2-4-involucrato suffultae. Flores 5-meri puberuli v. subglabri x. 15-17 mm longi, pedicellati; calycis limbus brevis, pilis glandulosis coronatus; corolla tubo 4 mm longo, lobis 5-6 mm longis, 2,5 mm latis; antherae 4-5 mm longae, infra medium affixae, filamentis c. 1,5 mm longis suffultae; stylus cum stigmate 9 mm longus; discus tenuis; ovarium 2 mm longum. Drupa ellipsoidea v. oblonga, 10-12 mm longa, 6-7 mm lata, in collum producta, disco persistenti; infructescentiae axis 6 mm longus, involucris (2-) 3 (-4) persistentibus ornatus; semen oblongum, saepe unicum, 8 mm longum, 5-6 mm latum.

C. augagneuri affinis *foliorum forma magnitudineque sed differt praecipue characteribus inflorescentiae et florum.*

TYPE : *Perrier 18846, forme B*, fl. (holo-, P).
Pied avec fruits : *Perrier 18846, part 1* (P).

OUEST (N) : *Perrier 18846*, près du Camp d'Ambre vers 800 m d'altitude, nov. 1932, *forme A p. p., formes B* (type) et *C*; *Homolle s. n.*, reçu en 1946 (cultivé à Ambavahibé, 1re floraison); *Leroy 11-44*, pentes sud du mont Makofovo, N de Vohémar, 18.11.1970, échantillon stérile.

PHÉNOCYLE

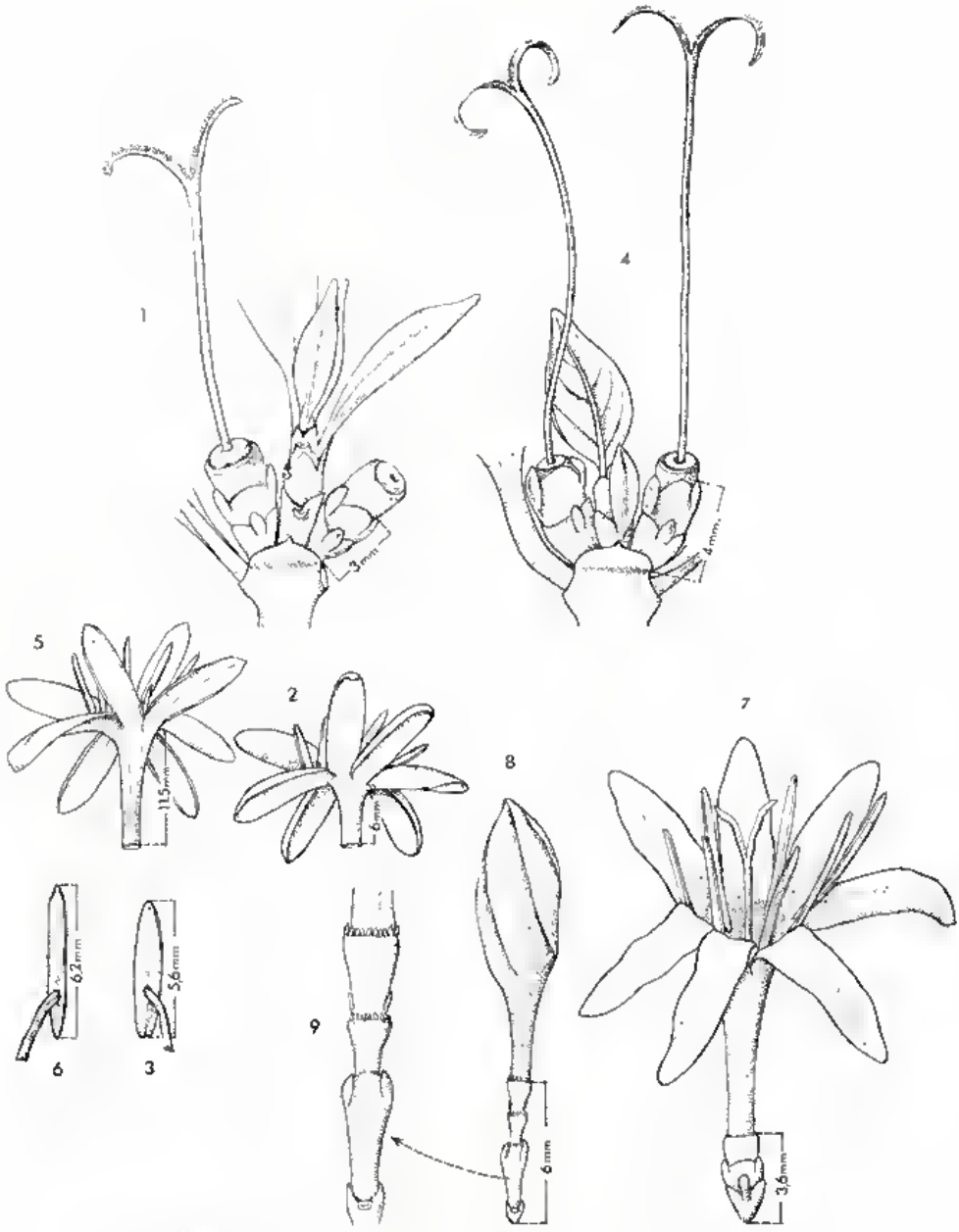
Voici les quelques faits dont nous disposons, tirés de l'observation de 2 parts d'herbier (*Perrier 18846*).

Part 1. — Un rameau porte : 1° des fruits à l'aisselle de cicatrices foliaires et sur bois anciens; 2° des boutons floraux à l'aisselle de feuilles sur bois de génération plus récente. Les bourgeons végétatifs sont entrés en phase d'activité.

Part 4. — Les rameaux portent fleurs et boutons floraux. Les bourgeons végétatifs, en pleine activité ont déjà édifié des ramules de 3-4 nœuds avec jeunes feuilles et ramifications (et nodoïde basal). Pas de fruits.

Les faits sont clairs : l'espèce fleurit en novembre ou aux alentours de novembre, à l'époque du commencement de la saison des pluies. Les inflorescences sortent aux aisselles des feuilles adultes de la dernière phase d'activité, mais les rapports avec les facteurs climatiques restent à établir. Vers le même moment, démarrent les bourgeons végétatifs et rapidement des ramules feuillés seront constitués. On peut penser que ces ramules

Source : MNHN, Paris



Pl. 3. — La variation florale chez le **C. augagneuri**. Le matériel est de deux origines, d'une part Sakaramy (1, 2, 3, coll. en bocal A 519), d'autre part bois de Standoko (4, 5, 6, coll. en bocal A 530). Par ailleurs on comparera la fleur chez les deux espèces : **C. augagneuri** (7, coll. A 519) et **C. jumellei** (8, 9, *Perrier 18846*).

Source : MNHN, Paris

constitués en novembre-décembre porteront les fleurs un an après. La maturation des fruits demande une année ou un peu plus.

Si ces faits sont confirmés, le phénocycle du *C. jumellei*, très différent de celui du *C. augagneuri*, est à classer au voisinage de celui du *C. tsirananae*.

***

HISTOLOGIE COMPARATIVE

L'étude de GAFFIER [1], quelle qu'en soit la prétention à vouloir traiter en particulier du polymorphisme foliaire chez le *C. diversifolia*, ne rend compte en définitive que de la structure d'un seul taxon, *C. augagneuri*, donné sous deux noms différents. N'ayant pas su déceler l'hétérogénéité taxonomique, ni même sélectionner son matériel en fonction des variations les plus frappantes, il n'a pu échapper à un nouveau fourvoiement : celui de mettre l'anatomie au service d'une mauvaise cause. Et la faute non déjouée entraîne la faute : le mémoire de GAFFIER renforce d'une part l'erreur taxonomique (confusion des espèces) et établit d'autre part un critère anatomique qui ne saurait être maintenu (l'épaisseur du tissu palissadique).

L'étude d'histologie foliaire que nous avons faite [2] sur divers matériels du *C. jumellei* (*Perrier 18846 ; Leroy II-44*) et du *C. augagneuri* (*Perrier 18846, Guillaumet 2485, 2486, 2487, 2488, Leroy 3-41*) a révélé, contrairement

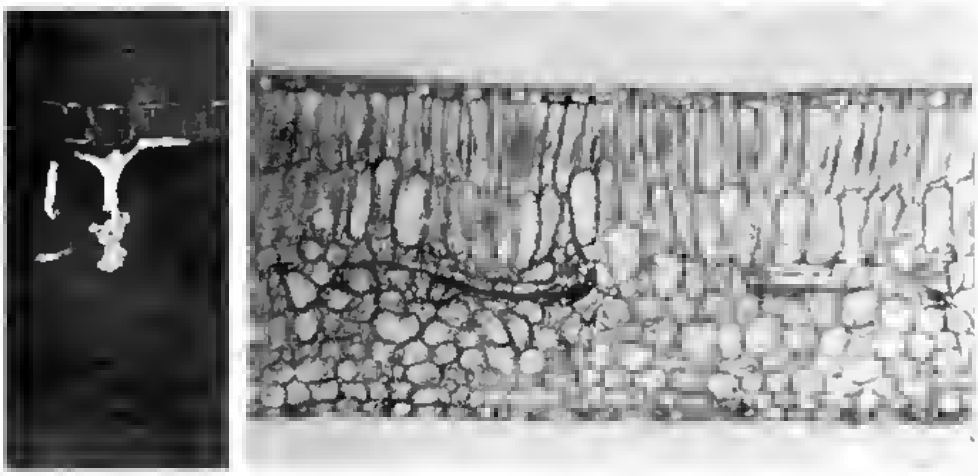


Fig. 4. — Sections transversales dans le limbe foliaire chez C. augagneuri à gauche (en lumière polarisée), C. jumellei à droite. Les sclérites mis en évidence dans le tissu palissadique de la première espèce, dont deux sont ici visibles, ne se rencontrent pas chez *C. jumellei*. On note des différences — dont la signification n'a pas été établie — dans l'épaisseur des épidermes supérieurs et des tissus palissadiques.

1. L. GAFFIER. — L'anatomie des feuilles des Caféiers sauvages de Madagascar. Ann. Mus. Col. Marseille, ser. 5, 1 : 15-17 (1933).
2. Avec la collaboration technique de Mme LESCOT.

Source : MNHN, Paris

aux travaux de GAFFIER, l'existence d'un critère valable de discrimination; critère dont par surcroît l'excellence dans l'absolu, tenant à la constance, se trouve doublée dans le relatif sous l'angle de la facilité d'observation. Il est tout simple : l'absence (*C. jumellei*) ou la présence (*C. augagneuri*) de sclérites au niveau du tissu palissadique. GAFFIER qui a confirmé les travaux de MARIANI [3] quant à l'existence des sclérites en cause chez le *C. perrieri* et chez le *C. augagneuri* et qui a admis leur signification taxonomique, a failli dans l'application de son savoir au problème posé par le complexe *C. diversifolia*.

En fait, le *C. jumellei* ne contient aucune sorte de sclérite, ni dans le tissu palissadique, ni dans le tissu lacuneux (si l'on fait exception des faisceaux libéro-ligneux) (Fig. 4).

CARACTÉRISATION DIFFÉRENTIELLE

	TYPE FL.	INFL.	FEUILLES	TISSU PALISSADIQUE	RAMULES	PHÉNOCYCLE
C. augagneuri	6	axe infl. épais, court (±5 mm 3 involucres	jusqu'à 10 cm bords non récurvés	sclérites	grossiers glabres	fruits en mai
C. jumellei	5	axe infl. fin, long (±3 mm) 2 involucres	jusqu'à 5 cm bords récurvés	pas de sclérites	fins, pubérulents	fruits en nov.

PLACE SYSTÉMATIQUE

Dans la classification de CHEVALIER, le *C. augagneuri* et le *C. bonnieri* var. *diversifolia* (= *C. diversifolia* Jum.) sont placés avec *C. bonnieri*, *C. pervilleana* et *C. buxifolia* dans la série VI, *Terminales* Chev. Cette série, typifiée par le *C. boiviniana*, ne peut évidemment pas convenir pour recevoir les autres espèces sus-nommées qui relèvent d'un groupe bien différent. En outre, aucune n'est à inflorescence terminale.

Nous proposons donc une série nouvelle caractérisée en particulier par des inflorescences uniflores et typifiées par le *C. jumellei*. A cette série (*Uniflorae* J.-F. Leroy) se rapporteraient notamment *C. augagneuri*, *C. pervilleana*, à l'exclusion du *C. boiviniana*.

Un problème cependant reste posé : celui des rapports de l'inflorescence uniflore ici avec certaines espèces à inflorescences pluriflores.

3. J. MARIANI. — Les Caféiers. Structure anatomique de la feuille. Lons-le-Saunier, 1908. FROEHNER avait déjà signalé des sclérites chez le *C. brachypylla*.

Source : MNHN, Paris

Quelle est la signification de la pluriflorie accidentelle chez le *C. augagneuri?* Quelle est sa fréquence chez certains individus? Son origine? Quel est son déterminisme génétique?

BIOGÉOGRAPHIE

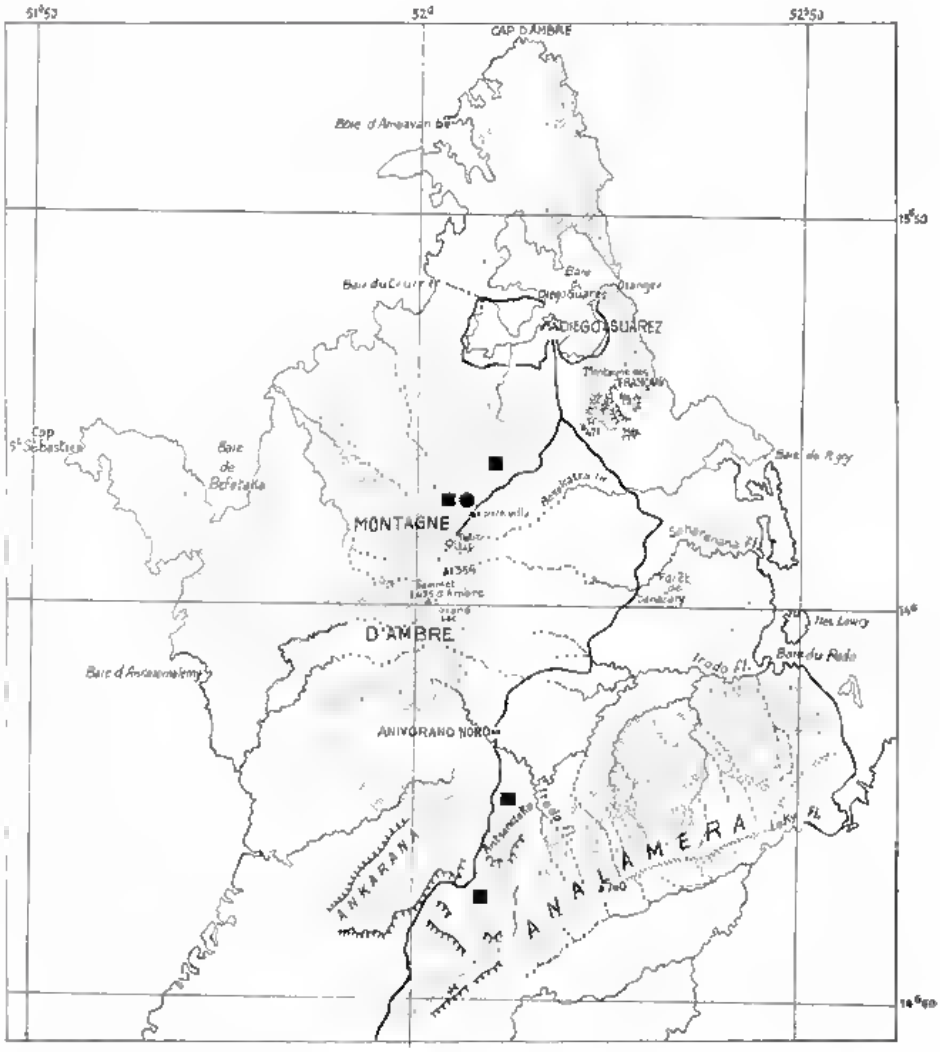
L'énoncé des localités de récolte, à la suite des travaux de laboratoire et de terrain présentés précédemment (rectifications taxonomiques, découvertes de localités nouvelles et confirmation des anciennes) conduit à établir un tracé aréologique de grand intérêt (fig. 5). Les premières récolte des nos deux espèces (*Mogenet*, *Perrier*) avaient été faites dans le même site ou dans des sites voisins : les bois de Sakaramy, le Camp d'Ambre. En 1966, avec l'équipe de l'I.F.C.C., nous avons retrouvé le *C. augagneuri* dans les bois de Nosibé, de Mahory, d'Antsandoko au sud de Marotaolana et du lac Matsaborimadio, dans le bassin supérieur de l'Irodo, entre les facies karstiques. Les stations connues du *C. jumellei* se réduisent à deux (Camp d'Ambre, forêt relictuelle au Nord de Vohémar) mais une prospection intensive n'a pas été faite. Nous avons tout lieu de penser, contrairement aux craintes exprimées par DUBARD, que ces deux belles espèces sympatriques sont encore représentées dans le Nord de Madagascar par des populations relativement abondantes. Mais en l'absence d'une étude méthodique de celles-ci (densité, répartition, extension, système reproducteur, variation...), nous nous contenterons de tenir pour acquis le seul fait d'un remarquable chevauchement des aires, chevauchement qui peut confiner à la quasi identité en ce qui concerne les limites générales aussi bien que la qualité du milieu (les espèces se rencontrent côte à côte dans la même niche). Cette notion de coexistence dans les mêmes sites nous amène à poser l'existence d'une ségrégation génétique sinon absolue, ce dont nous n'avons aucun témoignage, du moins pratiquement efficace.

Mais le simple énoncé aréologique ne donne pas d'indication valable quant à l'origine géographique véritable d'un taxon. Ainsi, le *C. jumellei*, le *C. vatovavyensis* J.-F. Leroy, le *C. millotii* J.-F. Leroy se rencontrent aux alentours de Vohémar, mais ce n'est là qu'un chevauchement partiel d'aires fondamentalement distinctes. Comme en taxonomie, où l'identité par convergence doit être démasquée, en biogéographie l'identité apparente, déduite d'un simple constat de recouvrement, n'est que le premier pas d'une analyse véritable, le deuxième consistant en un examen, une recherche sur le plan historico-génétique.

Si du point de vue écologique et floristique on met à part le massif de la Montagne d'Ambre qui se rattache à la région orientale, comme le domaine du Sambirano, l'extrême Nord de Madagascar (au Nord d'Ambilobe) fait partie du domaine de l'Ouest, où des subdivisions ont d'ailleurs été introduites, notamment, à la suite des travaux des bioclimatologues et des biologistes, celui de l'étage subaride (Cap Diego, Diego-Suarez, Orangea) [1]. C'est dans ce cadre écofloristique que se rencontrent nos

1. Ph. MORAT. — Contribution à l'étude des savanes du Sud-Ouest de Madagascar, Thèse, Paris-Orsay, 1972, exemplaire ronéotypé.

Source : MNHN, Paris



● C. jumellei

■ C. augagneuri

Fig. 5. — Aire connue des espèces (C. augagneuri et C. jumellei). Une station de cette dernière espèce, hors du champ de cette carte n'a pu être indiquée (N de Vohémar).

Caféiers, l'étage subaride mis à part (dont l'aire coïncide strictement avec celle du *Coffea tsirananae* récemment décrit [1]). D'autres espèces peuvent atteindre cet étage, je citerai le *C. boiviniana* (Bn.) Drake du fourré d'Orangea, mais elles se trouvent alors en position marginale [2].

1. J.-F. Leroy. — Adansonia, sér. 2, 12 (2) : 317-328 (1972).
2. Il n'y a pas non plus de *Coffea* dans l'étage subaride du Sud-Ouest (Tuléar).

Source : MNHN, Paris

Il est difficile, en l'état actuel de nos connaissances, de se prononcer sur l'origine des nombreux Caféiers qui vivent dans le Nord de Madagascar, lesquels se répartissent en quatre séries taxonomiques au moins. On peut cependant noter que les deux espèces dont nous traitons ici sont apparentées au *C. pervilleana* (Bn) Drake, espèce du domaine du Sambirano, qui s'étend dans le domaine de l'Ouest et, en se modifiant considérablement, a pu gagner l'Antsingy (*C. antsingyensis* J.-F. Leroy). Le *C. jumellei* et le C. *augagneuri* vivent d'ailleurs dans une aire écologiquement assez hétérogène.

Les récoltes de PERRIER proviennent du Camp d'Ambre; celles de GUILLAUMET (*C. augagneuri*) de la forêt humide, très dense, à 510 mètres d'altitude, route de Joffreville. Mes propres récoltes ont été faites à Sakaramy et dans la vallée de l'Irodo, entre les faciès karstiques (*C. augagneuri*) et au Nord de Vohémar (*C. jumellei*). Ces espèces semblent se comporter également bien dans les formations sèches et dans les formations semi-humides (peut-être même humides). C'est le cas aussi des espèces de la série *Garcinioides* (*C. dubardii* Jumelle, *C. heimii* J.-F. Leroy).

En fait, il ne semble pas qu'aucun *Coffea* soit originaire du domaine de l'Ouest, au Sud du Sambirano, où il n'existe aucun endémisme ancien.

Les liaisons avec le Sambirano (Est) et avec le domaine du Centre sont par contre assez évidentes. Ainsi se trouvent orientées les recherches sur les origines des Caféiers du Nord. Le *Coffea resinosa* (Hook. f.) Radlk., espèce typique du littoral oriental s'avance (sous une forme spéciale : *C. sahafaryensis* J.-L. Feroy) jusque dans la forêt de Sahafary (domaine occidental) où il croît en mélange avec le *C. heimii* et le *C. dubardii*.

Laboratoire de Phanérogamie,
Muséum - PARIS.

Source : MNHN, Paris

ADANSONIA, ser. 2, 12 (3) : 359-374. 1972.

LES *BEGONIA* FILICIFOLIÉS ET QUATRE ESPÈCES NOUVELLES DU GABON *(BEGONIACEAE)*

par Nicolas HALLÉ

Le genre *Begonia* montre une diversification évolutive qui s'exprime d'une façon particulièrement remarquable par la multiplicité de ses types foliaires. Peu de genres de plantes á fleurs montrent une gamme de types foliaires aussi variée et l'on peut à peine s'étonner que la découverte de quatre endémiques gabonaises des Monts de Cristal viennent encore enrichir quelques-uns de ces types parmi les plus curieux.

Ces espèces nouvelles dont trois miment manifestement des Fougéres, nous donnent l'occasion de rechercher parmi les *Begonia* les espéces filicifoliées. Sans souci de phylogénie, point de vue hors de portée dans un genre dont la systématique est si difficile, nous tenterons de présenter et de comparer diverses espèces filicifoliées. Par affinités macromorphologiques elles se séparent en groupes révélant pour le moins des convergences remarquables. Des comparaisons écologiques et climatiques qui restent à faire éclaireraient vraisemblablement, expliqueraient peut-être, ces cas de convergences évolutives.

A côté de quelques types horticoles très répandus, nous figurons pour la première fois certaines espéces peu connues, rares ou très peu représentées dans les herbiers. Des exemples sélectionnés et illustrés permettent de suivre différentes étapes de diversification, et d'admirer les formes extrêmes qui apparaissent comme naturellement reliées aux types classiques par de nombreux intermédiaires. Nous groupons sous le nom de *Begonia* filicifoliés des espéces qui se rapportent à des types foliaires assez différents entre eux et gravitant autour des quatre espéces suivantes :

I. — *Begonia aspleniifolia* Hook. f.

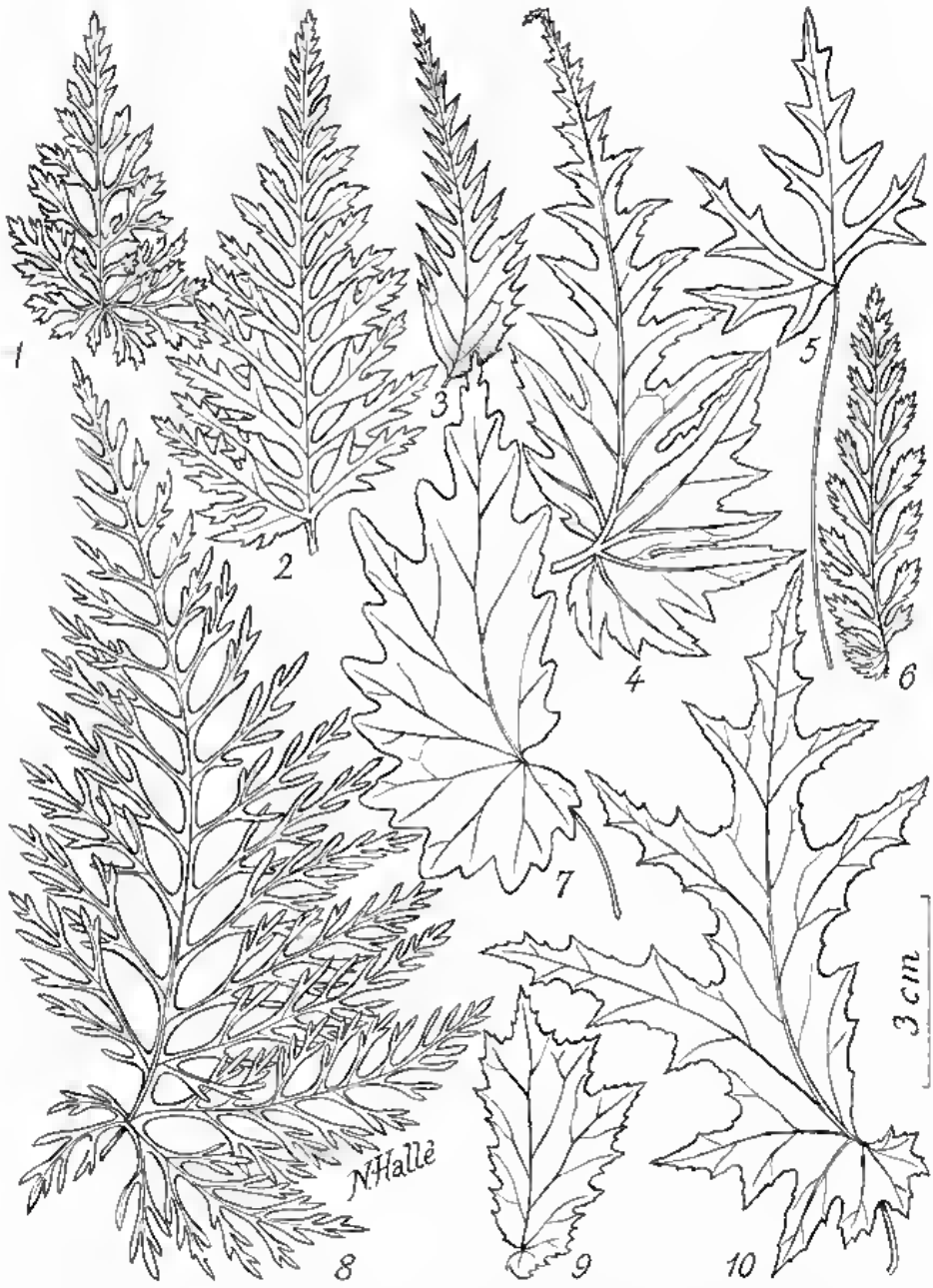
II. — *B. herbacea* Vell.

III. — *B. hymenophylla* Gagnep. et *B. foliosa* H.B.K.

NOTA. — Cette dernière espéce se rapporte au type « fern leaf » des horticulteurs anglo-américains.

***

Source : MNHN, Paris



Pl. 1. — Feuilles de divers **Begonia** × 3/4: **1, B. oligandra** Merr. et Perry (d'ap. fig. orig., J. Arnold. Arbor.); **2, B. bipinnatifida** J. J. Sm. (d'ap. Ic. Bogor.); **3, B. pinnatifida** Merr. et Perry (d'ap. J. Arn. Arbor.); **4. B. serratipetala** Irmsch. (serres P); **5, B. suffruticosa** Meissn. fa. **bolusii** Irmsch. (d'ap. Bot. Jahrb.); **6. B. aspleniifolia** Hook. f. (*N. Hallé 871*); **7. B. quercifolia** A.DC. (*Cumming 1697*); **8, B. warburgii** Laut. et K. Schum. (*Schlecht. 17722*); **9, B. loheri** Merr. (*G. Lopez B.S. 42043*); **10, B. incisa** A.DC. (*E. D. Merril 3994*).

Source : MNHN, Paris

I. *BEGONIA* A LIMBE PENNÉ (Pl. 1 à 3).

Dans ce groupe le limbe est plus ou moins profondément découpé entre les nervures secondaires et parfois même entre les tertiaires. Tous les intermédiaires s'observent entre la feuille dentée et la feuille lobée, les dents ou lobes étant eux-mêmes dentés ou entiers. Les formes dentées ou bidentées, pennées ou bipennées n'ont souvent plus en commun que la base fortement dissymétrique, caractère essentiel de la plupart des espèces du genre.

L'espèce pennée la plus anciennement connue paraît être le *Begonia aspleniifolia* Hook. f., récoltée par MANN en juillet 1862 au Gabon dans la partie occidentale des Monts de Cristal. Il fut décrit en 1865 dans le Prodrome où DE CANDOLLE en fait le représentant unique de sa 59e section *Filicibegonia*. Nous avons retrouvé cette espèce vers 400 mètres d'altitude au cœur des Monts de Cristal en 1949. Elle paraît rare et la même station a été recherchée en vain une seconde fois aux environs de Méla. De ce *Begonia* nous apportons une description détaillée, fondée en partie sur l'analyse faite *in vivo*.

En juillet 1899, dans les Monts Bismarck du Territoire Nord-Est de la Nouvelle Guinée, RODATZ et KLINK récoltèrent un *Begonia* extraordinaire à aspect de Fougère, à feuilles multilobées finement divisées. Il fut décrit par K. SCHUMANN sous le nom de *B. warburgii* Lauterb. et K. Schum. (à ne pas confondre avec l'espèce bolivienne *B. warburgiana* Hieron. 1895) et retrouvé plusieurs fois depuis : par R. SCHLECHTER (nos *16509* et *17722*) vers 200 mètres d'altitude, en 1907 et 1908; par Ch. KOSTER (no *BW 4283*) à 630 mètres en 1947.

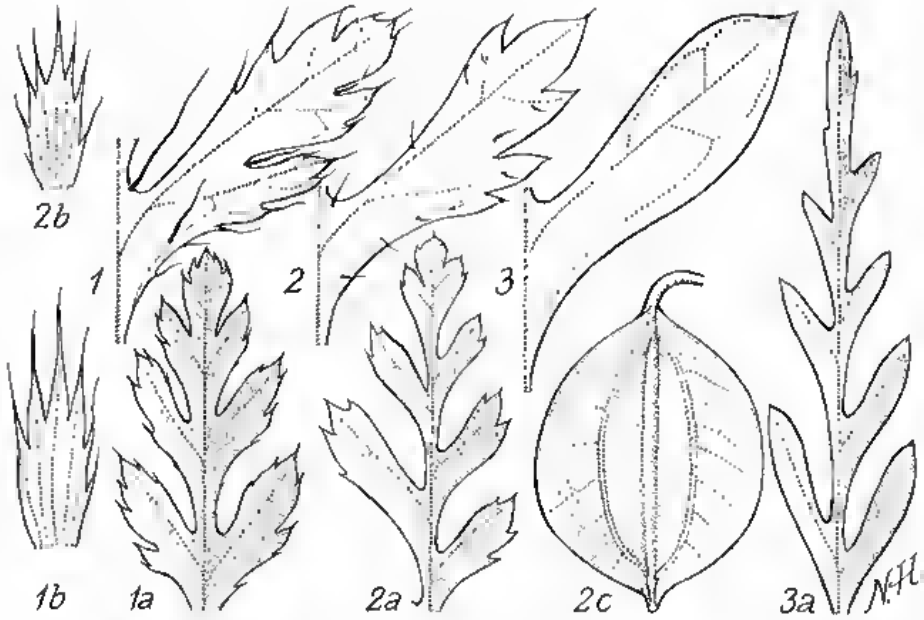
En 1906, J. J. SMITH décrivit une espèce presque aussi remarquable, originaire de la Nouvelle Guinée hollandaise, le *B. bipinnatifida;* retenue pour l'horticulture de serre, sa photo figure dans Exotica de Alfred BYRD GRAF.

En 1943, MERRIL et PERRY décrivirent, à nouveau de la Nouvelle Guinée hollandaise, le *B. oligandra* apparenté au précédent, à limbe plus réduit et moins divisé, mais cependant plus large et bipenné vers la base. Les dents des lobes rappellent le *B. aspleniifolia*. Dans le même travail on trouve la description originale du *B. pinnatifida* de la rivière Palmer, altitude 100 mètres au Nord-Est de la Papouasie.

Sur la planche 1, quelques formes foliaires de transition se rapportent à des espèces plus ou moins profondément lobées ou dentées : *B. serratipetala* Irmscher de la Nouvelle Guinée; la feuille figurée a été choisie parmi les plus profondément dentées sur un pied cultivé dans les serres du Muséum de Paris. *B. suffruticosa* Meissn. (= *B. richardsiana* T. Moore) a connu un succès horticole au siècle dernier, ses feuilles sont parfois très découpées, mais elles s'apparentent plutôt aux formes palmatilobées qui sortent de notre propos. *B. quercifolia* A.DC., *B. loheri* Merr. et *B. incisa* A.DC. sont toutes trois de l'île Luçon.

Notre nouveau *B. filicifolia* (Pl. 3) du Gabon vient s'ajouter aux plus remarquables et typiques espèces de ce premier groupe.

Source : MNHN, Paris



Pl. 2. — **Begonia asplenifolia** Hook. f. : 1 (*N. Hallé 875*) et 2 (*Mann 1655*), lobes foliaires, apex foliaires (a), stipule (b) et fruit (c, longueur 7,5 mm). — **B. filicifolia** N. Hallé : 3, (*N. H. 2421*), lobe foliaire et apex foliaire (a).

Begonia aspleniifolia Hook. f. (Pl. 1, fig. 6; pl. 2, fig. 1 et 2).

in A. DC., Prodr. **15** (1) : 392 (1864); F.T.A. **2** : 578 (1871).

Petite herbe raide à tiges grêles dressées, hautes de 25-30 cm, à extrémités un peu courbées horizontalement. Jeunes tiges pubescentes rouges; les entre-nœuds inférieurs atteignent 5 cm de longueur. Ramifications plus ou moins nombreuses, situées dans la moitié supérieure de la plante. Feuilles profondément pinnatiséquées de 3,5-6 × 1,3-2,1 cm à contour général étroitement ové-atténué; base nettement dissymétrique; sommet non atténué au delà des derniers denticules; environ 6-11 lobes principaux d'un côté, 5-8 de l'autre; chaque lobe, y compris le terminal, présente 2-5 (7) dents ou denticules. La face supérieure du limbe s'orne de poils espacés longs de 0,3 à 0,5 mm chez le type, de 2,5 à 3 mm chez *N. Hallé 871 ;* des poils semblables sont nombreux sur les nervures à la face inférieure. Le limbe est vert, discolore, ± veiné ou marginé de rouge à la face inférieure. Pétiole pubescent long de 2-3,5 mm. Stipules de 4-6 mm, rosées, fimbriées-pileuses.

Fleurs ♂ par 2 (ou 3?) sur un petit pédoncule de 1-2 mm; bractées du sommet du pédoncule dentées-fimbriées, longues de 3,5 mm environ. Pédicelle floral long de 3-4,5 mm, glabre; 2 tépales elliptiques de 5 × 2,8 mm, jaune pâle à sommet faiblement rosé. Androcée jaune d'or à pédoncule

Source : MNHN, Paris

de 0,6-0,9 mm, à 10-16 étamines de 2 mm. Anthères un peu arquées de 0,9 × 0,4 mm.

Fleur ♀ solitaire brièvement pédicellée sur un court pédoncule. Ovaire discoïde de profil à 3 arêtes carpellaires pileuses. Style composé de 3 lobes divergents depuis la base, de 1,3 mm de longueur dont 0,3 mm pour les très brefs stigmates papillifères.

Fruit de 10 × 6-8 mm sur un pédoncule arqué de 2-3 mm, à contour circulaire (*Mann 1655*) ou très faiblement obové (*N. Hallé 871*), à 3 ailes nervurées, à rostre atteignant à peine 1 mm. Les fruits sont tournés vers le sol. Graine ovée de 0,3 mm à cellules tégumentaires latérales allongées; environ 6 petites cellules subapicales opposées au hile.

TYPE : *Mann 1655* (holo-, K; iso-, P), summit of mount Naveya, Monts de Cristal, 1° lat. N, juillet 1862.

AUTRE RÉCOLTE : *N. Hallé 871*, haute vallée de la Nzang au NNW de Méla, Monts de Cristal, vers 400-500 m d'altitude, 19 août 1959, sur pente raide rocheuse en sous-bois.

Begonia filicifolia N. Hallé, *sp. nov.* (Pl. 2, fig. 3 et 3a; Pl. 3).

Valde affinis B. aspleniifoliae *Hook. f. sed habitu majore, lobis foliorum integris, apice porrecto differt.*

Herba perennis erecta, caule nodoso ramoso, pubescentia rosea, internodiis usque 7(8) cm longis. Stipulae valde dentatae ciliatae 4-5 mm longae. Petiolus pubescens 2-3 mm longus. Lamina 4-9,5 cm longa et 0,9-2,5 cm lata, valde et profunde lobata pinnatisecta, lobis utrinsecus 6-8 ± spathulatis, integris, basi valde asymmetrica, apice longe attenuato usque ad lobum ultimum inclusum. Folia superne glabra, subtus nervis parce pilosis. Cymae axillares pedunculo 2-5 mm longo, uni (vel bi?)-sexuales. Bracteae fimbriatae apicibus tenuibus 4-5, 2-3 mm longae. Flores ♂ 2 (vel 3?) pedicello albo glabro 3-4,5 mm longo. Tepala 2 elliptica, 3 mm longa, rosea. Antherae 7-11, auratae, 0,8 mm longae. Flores solitarii, ovario oblongo, tricarinato; stylo trilobato, lobis 2,8 mm longis; stigmata minuta capitata. Capsula 10-11 × 6-7 mm, alis rotundatis, rostro prope 2 mm longo.

Herbe raide à souche ligneuse, à tiges dressées d'aspect noueux, hautes de près de 1 m. Jeunes tiges pubescentes rose purpurin; les entre-nœuds inférieurs atteignent 7(8) cm; ramifications ± nombreuses. Feuilles de 4-9,5 cm de longueur et 0,9-2,5 cm de largeur, pinnatiséquées à contour lancéolé; base nettement dissymétrique; sommet nettement atténué notamment dans son lobe terminal qui dépasse nettement les derniers denticules latéraux. Environ 7-8 lobes principaux d'un côté, 6-7 de l'autre, ± spatulés obliquement, entiers. Limbe glabre dessus; nervures médiocrement pileuses à la face inférieure. Pétiole pubescent de 2-3 mm de longueur. Stipules de 4-5 mm à (1)2-4 dents effilées, la principale étant de beaucoup la plus longue.

Fleur ♂ par 2 (ou 3?) sur un pédoncule glabre de 2-5 mm; bractées fimbriées à 4,5 sommets effilés, longues de 2-3 mm; pédicelle de 3-4,5 mm, glabre et blanc; 2 tépales elliptiques d'environ 3 mm, roses. Androcée jaune d'or à pédoncule de 0,3(0,4) mm; 7-11 étamines; anthères oblongues de 0,8 mm, arquées.

Source : MNHN, Paris

Pl. 3. — **Begonia filicifolia** N. Hallé (*N. H. 2421*) : **1**, rameau fructifère et base radicifère × 0,75; **2**, stipule; **3**, tépale supérieur de fleur ♂ ; **4**, androcée (anthères de 0,8 mm); **5**, style et stigmate (hauteur 3,2 mm); **6**, fruit mûr large de 6,5 mm; **7**, graine longue de 0,3 mm.

Source : MNHN, Paris

Fleur ♀ solitaire; pédoncule de 3,5 mm; pédicelle de 2 mm; ovaire 2 fois plus long que large à 3 arêtes carpellaires médiocrement pileuses; style trilobé à lobes de 2,8 mm dont 0,3 pour les stigmates capités très réduits.

Fruit de 10-11 mm sur 6-7 mm de largeur, à contour circulaire de profil; rostre de 1 à près de 2 mm. Graine de 2-2,5 mm.

TYPE : *N. Hallé 2421* (holo-, P), haut Abanga, Monts de Cristal, vers 0° 20′ lat. N, environ 500 m d'altitude, 11 juin 1963; au pied d'un escarpement culminal rocheux; en peuplement grégaire abondant mais très localisé; station demi-ombragée à Mousses et Hyménophyllacées.

AUTRES ÉCHANTILLONS DE LA MÊME STATION : *N. Hallé 2256* et *2421 bis*.

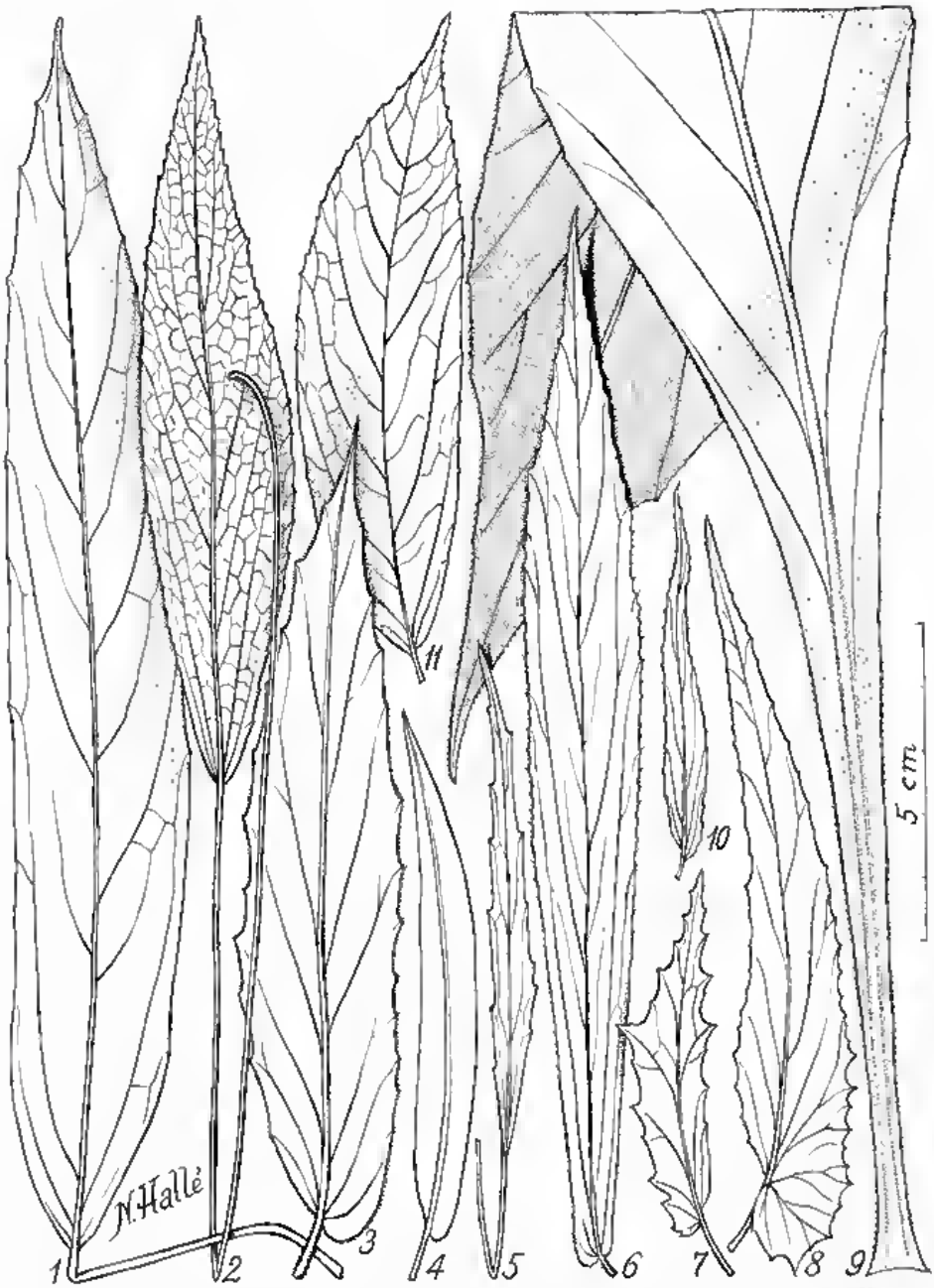
II. *BEGONIA* A LIMBE LANCÉOLÉ OU LINÉAIRE (Pl. 4 et 5).

Des exemples peu connus ont été groupés sur la planche 4. Les feuilles les plus remarquablement allongées présentent ici une base parfaitement symétrique. Lorsque l'allongement n'intéresse nettement que la partie supérieure du limbe, la dissymétrie basale reste ordinairement bien visible. Quant à la longueur du pétiole elle présente une intéressante variabilité, mais liée, semble-t-il, à l'étirement de la base du limbe : lorsque la base est aiguë et symétrique, c'est-à-dire étirée, le pétiole est alors souvent allongé. Les plus grandes feuilles de ce type, par la superficie du limbe sinon par ses proportions, se rencontrent chez des espèces du Brésil : celles du *B. attenuata* A.DC., du *B. lanceolata* Vell., du *B. repens* Vell. et du *B. herbacea* Vell., atteignent jusqu'à 33 cm de longueur. Certaines de ces grandes espèces sont des épiphytes acaules; le limbe foliaire longuement décurrent sur le pétiole permet de les comparer à l'*Asplenium africanum* Desv. dont elles ont les principales caractéristiques biologiques. L'Afrique ne paraît pas présenter de formes de *Begonia* vraiment comparables. En Afrique, lorsque les limbes sont étroits, les tiges sont plus ou moins allongées et rameuses, et les feuilles restent distinctement pétiolées.

Le *Begonia squamulosa* Hook. f. présente au Cameroun des formes variétales étroites qui ont d'abord été nommées *B. bipindensis* Gilg ex Engl.; le *B. furfuracea* Hook. f. est de Fernando Po, *B. polygonoides* Hook. f. de l'Afrique occidentale et équatoriale; *B. antaisaka* H. Humbert (nom. nud.) est de Madagascar ainsi que l'espèce acaule *B. warpuri* Hemsley; *B. angustilimba* Merr. croît à Bornéo, son pétiole est très court; *B. scortechinii* King, de la péninsule malaise, a un pétiole qui peut atteindre 34 cm, soit 3,5 fois la longueur du limbe. Des exemples moins remarquables ou de transition sont *B. stenophylla* A.DC. et *B. salicifolia* A.DC. du Brésil, *B. obliqua* L. des Antilles.

Notre nouveau *B. vittariifolia* vient enrichir ce groupe d'une forme foliaire linéaire qui, par ses proportions, limbe 12 à 20 fois plus long que large, et l'allongement équilibré de toutes ses parties, peut être considérée comme la plus remarquable de toutes les espèces du genre.

Source : MNHN, Paris



Pl. 4. — Feuilles de divers **Begonia** × 3/4 : **1, B. squamulosa** Hook. f. var. **bipindensis** (Gilg ex Engl.) N. Hallé (*Annet 223*); **2, B. scortechinii** King (*King 7227*); **3, B. furfuracea** Hook. f. (*Mann 304*); **4, B. polygonoides** Hook. f. (*Le Testu 6453*); **5, B. warpuri** Hemsley (*Humblot 565*); **6, B. angustilimba** Merr. (*Ramos 1388*); **7, B. obliqua** L. forme étroite (*Howard 6488*); **8, B. boliviensis** A.DC. (*Weddel 3632*); **9, B. attenuata** A.DC. (*Glaziou 19821*); **10, B. antaisaka** H. Humbert (*Humbert 20510*); **11, B. saticifolia** A.DC. (*n° 1069* bis).

Source : MNHN, Paris

Begonia vittariifolia N. Hallé, *sp. nov.* (Pl. 5).

Ad sect. Fusibegoniam *pertinens, sed omnibus speciebus cognitis valde distincta. Herba tenera saxicola subacaulis caule repenti 1-3(6) cm longa. Petiolus ruber 2-4 cm longus micropuberulus. Stipulae 2-5 × 1-2 mm, denticulis filiformibus. Lamina linearis 10-18 × 0,5-1,5 cm, basi symmetrica anguste attenuata, apice longe attenuata, marginibus crenatis; pagina superior glabrescens, mediana sulcata. Cymae triflorae pedunculo rubro 3-4 cm longo micropuberulo et paulo pilifero. Bracteae 2(4) stipulis similes. Flores ♂ 2, pedicello 12-20 mm longo; tepala 2 aurata orbiculata 5-13 mm in diam. Antherae 11-14, 1-1,5 mm longae. Flos ♀ pedicello 3-6 mm longo tepalis similibus; ovarium glabrum viride fusiforme 8-11 × 1,2-2,2 mm, colla angusto; stylus trilobatus lobis circ. 2,5 mm langis, stigmatibus ferrequiniformibus 1 mm longis inclusis. Capsula pedunculo inflexo, fusiformis 17-20 mm longa extremitatibus attenuata, 3 mm lata.*

Herbe molle subacaule croissant en petites touffes grégaires sur parois rocheuses verticales. Tiges rampantes de 1-3(6) cm de longueur; entrenœuds des extrémités très courts; petites ramifications peu nombreuses. Feuilles linéaires de 10-18 × 0,5-1,5 cm, longuement atténuées aux 2 extrémités; base symétrique; marges crénelées à dents espacées de 5-6 mm, peu distinctes *in vivo*, à petite pointe saillante *in sicco*. Limbe vert à sillon médian dessus; poils microscopiques en revêtement dense sur la très jeune feuille, particulièrement à la face supérieure, puis poils très épars sur la feuille développée; face inférieure avec la nervure médiane micropubérulente. Pétiole rouge, cylindrique, de 2-5 cm de longueur, densément micropubérulent. Stipules de 2-4 × 1,2 mm, à 2-4 denticules effilés par côté.

Inflorescence triflore à pédoncule de 3-4 cm, rouge, cylindrique de 1,2 mm de diamètre, micropubérulent avec quelques grands poils ± rares, atteignant 1-2 mm; 2 bractées ± opposées semblables aux stipules, parfois au nombre de 3 ou 4, les supplémentaires plus étroites; 2 fleurs ♂ à pédicelle de 12-20 mm moins densément pubérulent que le pédoncule; 2 tépales jaune d'or orbiculaires un peu cordés à la base, sans veinules rouges, de 5-10 et jusqu'à 13 mm de longueur, à quelques poils rouges dressés sur la face externe. Androcée jaune d'or à 11-14 étamines; filets connés sur 0,5 mm environ, libres sur 1-1,5 mm; anthères de 1-1,5 mm.

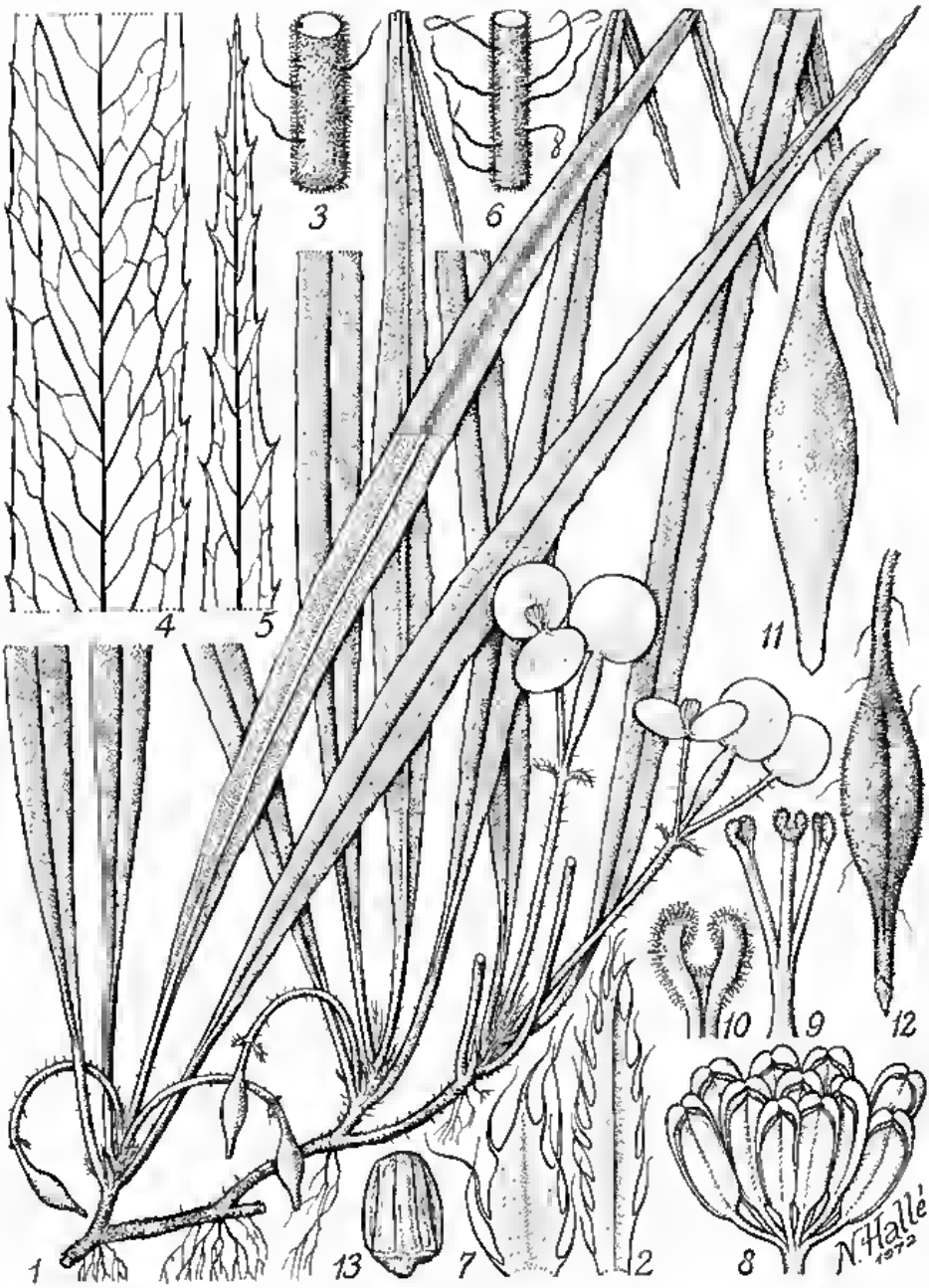
Fleur ♀ accompagnant les 2 fleurs ♂, à pédicelle de 3-6 mm; tépales comme précédemment, longs de 6-11 mm. Ovaire glabre, vert pâle, fusiforme et subcirculaire en coupe, de 8-11 × 1,2-2,2 mm à col étroit sur 2-4 mm. 3 styles connés sur 1,5 mm, libres sur une longueur égale, à 3 stigmates en fer-à-cheval légèrement supérieurs à 1 mm.

Infrutescences recourbées à fruit unique tourné vers le substrat rocheux. Fruit fusiforme vert, long au total de 17-20 mm dont le pédicelle de 3-7 mm et le rostre subacuminé de 3 mm, large de 3 mm. Graines de 0,3 × 0,2 mm.

Type : *N. Hallé et J. F. Villiers 5095* (holo-, P), Mont Méla, Monts de Cristal vers 1 000 m d'altitude, le 9 février 1968, sur blocs rocheux à pans verticaux de 2 m de hauteur, en revêtement parfois très dense.

Anomalie. Une feuille anciennement cassée au sommet du pétiole montrait une prise de racines sous la nervure médiane en même temps que l'apparition d'une petite tige épiphylle à la base du limbe.

Source : MNHN, Paris



Pl. 5. — **Begonia vittariifolia** N. Hallé (*N. H. 5095*) : **1**, plante fertile × 1; **2**, stipule de 5 mm; **3**, détail de pétiole; **4** et **5**, détails de limbe foliaire à sec; **6**, détail de pédoncule inflorescentiel; **7**, bractée de 3 mm; **8**, androcée de 3 mm; **9**, style de 3,8 mm; **10**, détail d'un stigmate; **11**, fruit *in vivo* d'après photo; **12**, fruit *in sicco*, 15 mm; **13**, graine de 0,25 mm.

Source : MNHN, Paris

III. *BEGONIA* MINUTIFOLIÉS ET « FERN LEAF » DES HORTICULTEURS (Pl. 6 à 8).

Ayant découvert, toujours dans les Monts de Cristal, une nouvelle espèce remarquable par la petitesse de ses nombreuses feuilles, il nous a paru intéressant de passer en revue les espèces minutifoliées des collections du Muséum de Paris, restant sans illusion sur le caractère évidemment artificiel des rapprochements considérés. Selon que le limbe est plus ou moins symétrique ou inéquilatéral, chaque exemple retenu se rapproche plus ou moins nettement soit du *Begonia hymenophylla* Gagnepain, soit du *B. foliosa* H.B.K.

Les différentes espèces retenues peuvent être réparties physionomiquement dans les 8 sous-groupes qui suivent. Dans chaque espèce, les dimensions foliaires étant naturellement variables, les figures de la planche 6 montrent, grandeur nature, des exemples choisis comme représentatifs moyens des échantillons cités.

a) Limbe symétrique à sommet court : *B. hymenophylla* Gagnep. d'Indochine (fig. 7); *B. perpusilla* A.DC. de Madagascar (fig. 5); *B. atsingiensis* H. Humb. (nom. nud.) de Madagascar (fig. 14).

b) Limbe symétrique à sommet allongé : *B. nana* L'Hérit. de Madagascar (fig. 7); *B. maurandiae* A.DC. d'Amérique équatoriale (fig. 13).

c) Limbe pelté : *B. vankerckhoveni* De Wild. d'Afrique équatoriale (fig. 3); *B. triflora* Irmsch. du Gabon (fig. 4).

d) Limbe dissymétrique, entier, palmatinervé : *B. pseudoviola* Gilg du Cameroun (fig. 6).

e) Limbe dissymétrique, denté, palmatinervé : *B. modesta* Liebm. du Mexique (fig. 12); *B. pusilla* A.DC. de Bolivie (fig. 19).

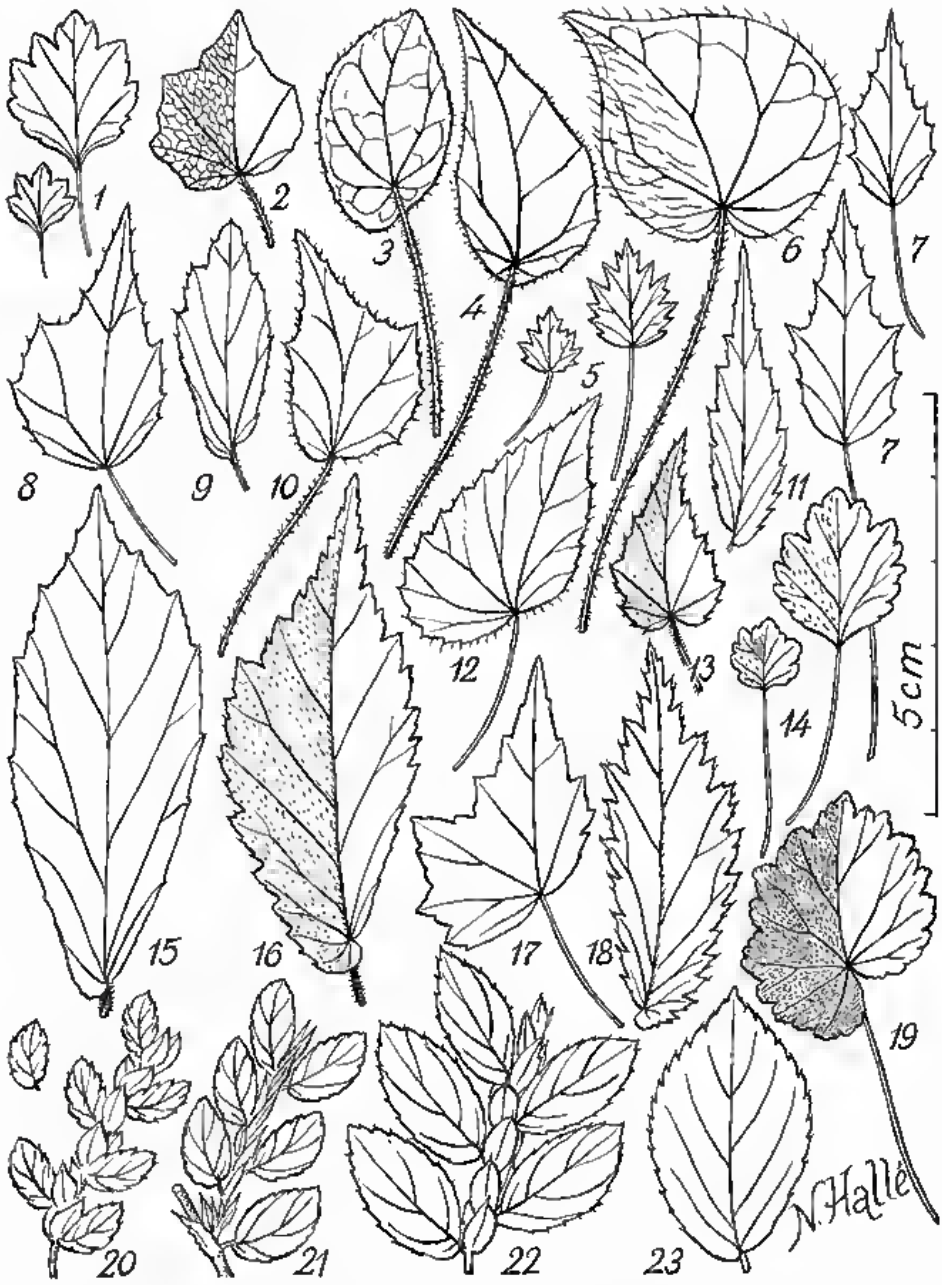
f) Limbe dissymétrique, polygonal, palmatinervé : *B. serpens* Merr. des Philippines (fig. 2); *B. elegans* Elm. des Philippines (fig. 8); *B. prismatocarpa* Hook. f. de l'Afrique occidentale (fig. 10); *B. parvifolia* Klotz du Brésil (fig. 17).

g) Limbe dissymétrique pinnatinervé : *B. monantha* Warb. de Nouvelle Guinée (fig. 9); *B. tanala* H. Humbert (nom. nud.) de Madagascar (fig. 11); *B. elatostematoides* Merr. des Philippines (fig. 15); *B. elatostemmoides* Hook. f. du Gabon (fig. 16); *B. sessilifolia* Hook. f. de Fernando Po, Cameroun et Congo.

h) Type « fern leaf » : ce type, voisin du précédent, est caractérisé par de nombreuses petites feuilles ± ovales, dissymétriques pinnatinervées, simulant des folioles, rapprochées sur des entre-nœuds courts, et toutes régulièrement orientées dans le plan qui est celui des ramifications distiques de la tige; les stipules sont souvent fortement développées : *B. jamesoniana* A.DC. d'Amérique équatoriale (fig. 20); *B. microphylla* A.DC. de Colombie (fig. 21); *B. foliosa* H.B.K. d'Amérique équatoriale (fig. 22); *B. fuschioides* Hook. de Colombie (fig. 23).

Les deux espèces nouvelles qui suivent se rapportent au sous-groupe *g*, mais l'une d'elles, *B. minutifolia*, rejoint curieusement les espèces américaines du type « fern leaf ».

Source : MNHN, Paris



Pl. 6. — Feuilles de divers **Begonia** × 1 : **1, B. hymenophylla** Gagnep. (*Thorel 2358*); **2, B. serpens** Merr. (*McGregor 32541*); **3, B. vankerckhoveni** De Wild. (*N. Hallé 1260*); **4, B. triflora** Irmsch. (*N. H. 3943*); **5, B. perpusilla** A.DC. (*Boivin*, type); **6, B. pseudoviola** Gilg (*Crombe 202*); **7, B. nana** L'Hérit. (*Humblot 547*); **8, B. elegans** Elm. (*Elmer 13672*); **9, B. monantha** Warb. (*Schlechter 1457*); **10, B. prismatocarpa** Hook. f. (*A. Chev. 19596*); **11, B. tanala** H. Humb. (*Humbert 28429*); **12, B. modesta** Lieb. (Mart. ex Hort. Bot. Hafn.); **13, B. maurandiae** A.DC. (*Camp 4974*); **14, B. atsingensis** H. Humb. (*Res. Nat. Madag. 107*); **15, B. elatostematoides** Merr. (*Merril 8232*); **16, B. elatostemmoides** Hook. f. (*Mann 1656*); **17, B. parvifolia** Klotz (*Hort. Tolos. 1849*); **18, B. sessilifolia** Hook. f. (*Farron 5016*);

Source : MNHN, Paris

Begonia minutifolia N. Hallé, *sp. nov.* (Pl. 7).

Affinis B. elatostemmoidi *Hook. f. sed habitu minore, foliis numerosis multo minoribus manifeste angustioribus, differt.*

Herba erecta 20-30 cm, caule ramoso, internodiis 0,2-4 cm longis. Frons subhorizontalis filicem simulans. Stipulae angustae ovatae 1-3,3 mm longae setiferae. Petiolus pubescens 0,2-2 mm longus. Lamina glabra dentata vel bidentata 11-25 × 4-9 mm, subelliptica apicem basinque versus angustata, basi inaequali, apice acuto; costae laterales 2-5 jugae. Cymae breves, pedunculo 1 mm longo, bisexuales biflorae, bracteis parvis viridibus. Flos ♂ tepalis 2 albis apice roseo, ellipticis 5,5 × 2,5 mm. Antherae 9-12, 3,3 mm longae; filamenta 2 mm longa semiconnata. Flos ♀ ovario pallido viridi, stylo trilobato lobis furcatis. Capsula inflexa 6,5-9 × 6-8 mm, alis 3 rotundatis subinaequalibus, lateribus interalaris paulo pilosis.

Petite herbe raide, haute de 2-3 dm, à extrèmités et feuilles orientées ± horizontalement; tiges rougeâtres rameuses; feuillage à aspect de Fougère. Entre-nœuds inférieurs longs de 3-4 cm, les supérieurs longs de 2-3 mm. Feuilles dentées ou bidentées de (11)15-25 × 4-9 mm, à contour elliptique ou oblong, à extrèmités étroites; base nettement inégale, sommet aigu. 7-15 dents ou denticules par côté, observés à sec; le nombre des glandes sétiformes atteint près du double. Limbe vert à peine lavé de rougeâtre sur les marges, glabre; nervures principales pileuses à la face inférieure, les secondaires au nombre de 2-5 paires. Pétiole pubescent de 0,5-2 mm de longueur. Stipules étroitement ovées de 1-3,3 mm, à environ 5-7 denticules sétifères.

Inflorescence très brève à pédoncule d'environ 1 mm, biflore avec une fleur de chaque sexe; petites bractées vert pâle. Boutons blancs avec l'apex et les bords roses. Fleur ♂ à 2 tépales elliptiques glabres de 5,5 × 2,5 mm; 9-12 étamines longues de 3,3 mm, à filets connés sur 1 mm, libres sur 1-2 mm.

Fleur ♀ à ovaire vert pâle; 3 lobes stigmatifères de 1 mm de hauteur, furqués sur près de 0,5 mm, à lobules stigmatiques dressés. Fruit tourné vers le sol de 6,5-9 × 6,8 mm, à 3 ailes arrondies larges de 1,5-2,2 mm, une des trois est parfois plus développée; les flancs carpellaires portent quelques poils; le sommet est tronqué ou à peine rostré sur près de 0,4 mm. Graine rousse de 0,3 × 0,2 mm.

Type : *N. Hallé et J. F. Villiers 5223* (holo-, P), Monts de Cristal, pente boisée exposée au NE, à proximité de la route de Méla en face du village de Nkan vers 550-600 m d'altitude, environ 0°39' latitude N, le 13 février 1968.

Autre spécimen : *N. Hallé 897*, Akoga, Monts de Cristal, pente boisée dominant la haute rivière Mbé.

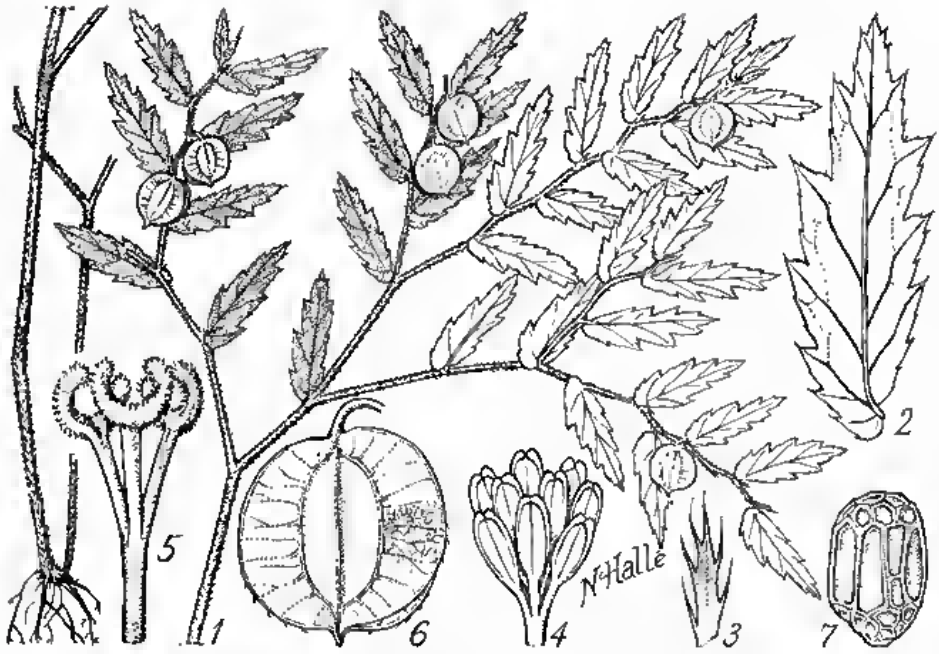
Begonia aggelopter a N. Hallé, *sp. nov.* (Pl. 8).

Affinis B. hirsutulae *Hook. f. sect.* Scutobegoniarum, *sed habitu minore, foliis minoribus raro subpeltatis, basi haud attenuata valde dissymmetrica differt.*

Herba parva caule simplici 5-12 cm longo. Stipulae ovatae fimbriatae 2-5 mm longae.

19, B. pusilla A.DC. (*Weddell 4215*); **20, B. jamesoniana** A.DC. (*Spruce 5872*); **21, B. microphylla** A.DC. (*Moritz 38528*, phot.); **22, B. foliosa** H.B.K. (*Rivet 807*); **23, B. fuschioides** Hook. (*Idinadi 178*).

Source : MNHN, Paris



Pl. 7. — **Begonia minutifolia** N. Hallé (*N. H. 5223*) : **1**, plante fructifère × 1 ; **2**, feuille × 2 ; **3**, stipule longue de 3 mm ; **4**, androcée haut de 3,3 mm ; **5**, style, 2,5 mm de hauteur totale ; **6**, fruit mûr de 8 mm de largeur ; **7**, graine de 0,28 mm.

Pl. 8. — **Begonia aggeloptera** N. Hallé (*N. H. 4817*) : **1**, plante florifère × 1 ; **2**, stipule de 5 mm ; **3**, détail du pétiole ; **4**, bractée longue de 3 mm ; **5**, androcée haut de 3 mm ; **6**, style, 4 mm de hauteur totale ; **7**, fruit mûr large de 10 mm ; **8**, graine de 0,3 mm.

Source : MNHN, Paris

Petiolus 1-3 cm longus micropuberulus atque pilosus. Lamina arcuato-aliformis 4-6,5 × 1,5-2,2 cm, basi cordata valde asymmetrica vix vel saepissime haud peltata; costae praecipuae basilares subpalmatae 3-4. Cymae triflorae bisexuales pedunculo micropuberulo parce piloso 10-19 mm longo; bacteae 2-3 mm longae ciliatae. Flores ♂ 2, pedicello micropuberulo 3-10 mm longo, tepalis 2 orbiculatis in diam. 8-11 mm. Antherae 15-18; filamenta 1-1,5 mm longa, vix semiconnata. Flos ♀ ovario viridi ± micropuberulo alis 3 interdum 2, 5 × 2,5 mm apice subacuto paulum arcuato, stylo trilobato 2-4 mm longo lobis furcatis. Fructus 10 mm latus rostro 2 mm longo.

Herbe terrestre à petite tige couchée croissant par touffes fréquentes mais isolées. Tige non ramifiée de 5-12 cm à entre-nœuds de 3-10 mm de longueur. Feuilles, une douzaine, ovées aiguës, nettement dissymétriques, à médiane arquée latéralement, de 4-6,5 × 1,5-2,2 cm, à sommet longuement atténué, à base cordée très inégale, non peltée, plus rarement très étroitement subpeltée (0,5 mm à l'échancrure à sec); marge dentée à 6-10 dents par côté, chaque sommet et chaque échancrure avec une glande sétiforme; limbe vert parfois marginé de rouge, glabre sauf à très fort grossissement au stade juvénile, 3-4 nervures principales vers la base, finement en relief à la face supérieure, micropubérulentes à la face inférieure. Pétiole long de 1-3 cm, à dense micropubérulence à laquelle s'ajoutent de longs poils mous de 1,5-2,5 mm. Stipules ovées de 2-5 mm, frangées de longs poils effilés.

Inflorescence triflore à pédoncule micropubérulent et à rares poils longs, de 10-19 mm de longueur; 2 (ou 3) bractées au sommet du pédoncule, elliptiques ciliées, longues de 2-3 mm; fleurs jaune d'or à pédicelle micropubérulent de 3-10 mm. 2 fleurs ♂ à 2 tépales glabres, le supérieur avec une tache rouge à la base, orbiculaires, de 8-11 mm de diamètre. 15-18 étamines de 3 mm de hauteur, connées sur 0,5 mm, à filet libre sur 0,5-1 mm.

Fleur ♀ à ovaire vert, micropubérulent à glabrescent, tricarpellaire à (2)3 ailes triangulaires atteignant 5 × 2,5 mm, à sommets ± aigus parfois faiblement arqué vers le haut. 3 styles de 2-4 mm dont le stigmate échancré sur 1 mm, à 2 lobes papillifères faiblement torsadés. Fruit de 10 mm d'envergure, rostré au sommet sur au moins 2 mm. Graine brune de 0,3 × 0,2 mm.

Type : *N. Hallé et J. F. Villiers 4817* (holo-, P), Monts de Cristal, forêt de Nkan, à l'Ouest du village, au Nord de Méla, 0°39' latitude N, 31 janvier 1968. L'espèce, relativement abondante dans cette localité, paraît absente à quelques kilomètres au delà, aussi bien dans les forêts situées plus au Nord que dans celles de la région de Méla; croît de préférence en sol horizontal humide.

Références

De Candolle, A. — In Martius, Fl. Brasil. 4 (1) : 338-395, t. 91 à 101 (1861).
De Candolle, A. — Prodr. **15** (1), *Begoniaceae:* 266-408 (1864).
Graf, A. B. — Exotica **3**, *Begoniaceae:* 294-387 (1963).
Hallé, N. — Deux *Begonia* du Gabon : *B. triflora* Irmsch, et *B. ferramica sp. nov.* Adansonia, ser. 2, **7** (4) : 507-512, 2 pl. (1967).
Hallé, N. et Raynal, A. — Le *Begonia squamulosa* Hook. f. Adansonia, ser. 2, **6** (1) : 113-116, 1 pl. (1966).

Source : MNHN, Paris

IRMSCHER, E. — Monogr. Begon. Afr. 1, Bot. Jahrb. **81** : 106-188, 11 t. (1961).
SCHUMANN, K. et LAUTERBACH, K. — Fl. deutsch. Schutzg. in der Südsee, *Begoniaceae:* 457-459 (1901).
MERRIL, E. D. et PERRY, L. M. — Journ. Arn. Arbor. **24** : 41-59, f. 1 à 7 (1943).
SMITH, J. J. — Bull. Dep. Agric. Indes Neerl. **2** : 47 (1906).
SMITH, J. J. — Ic. Bogor, 3, t. 227 (1907).
VELLOZO, J. — Fl. Fluminensis : 10 (1827).

Laboratoire de Phanérogamie
Muséum - PARIS.

Source : MNHN, Paris

ADANSONIA, ser. 2, 12 (3) : 375-388. 1972.

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DE LA FLORE FORESTIÈRE DE MADAGASCAR[1]

par R. CAPURON †

RÉSUMÉ : Établissement d'un genre nouveau de *Myristicaceae*, de 2 espèces nouvelles de *Rosaceae*, de 2 espèces nouvelles de *Rubiaceae*, d'une espèce nouvelle de *Rhamnaceae*. Synonymies nouvelles chez les *Moraceae* et *Eleocarpaceae*.

SUMMARY : A new genus of *Myristicaceae*, two new species of *Rosaceae*, two new species of *Rubiaceae*, and a new species of *Rhamnaceae* from Madagascar are described, New synonymes in *Moraceae* and *Eleocarpaceae* are established.

A. — *HAEMATODENDRON*, GENRE NOUVEAU DE *MYRISTICACEAE*

Haematodendron R. Capuron, *gen. nov.*

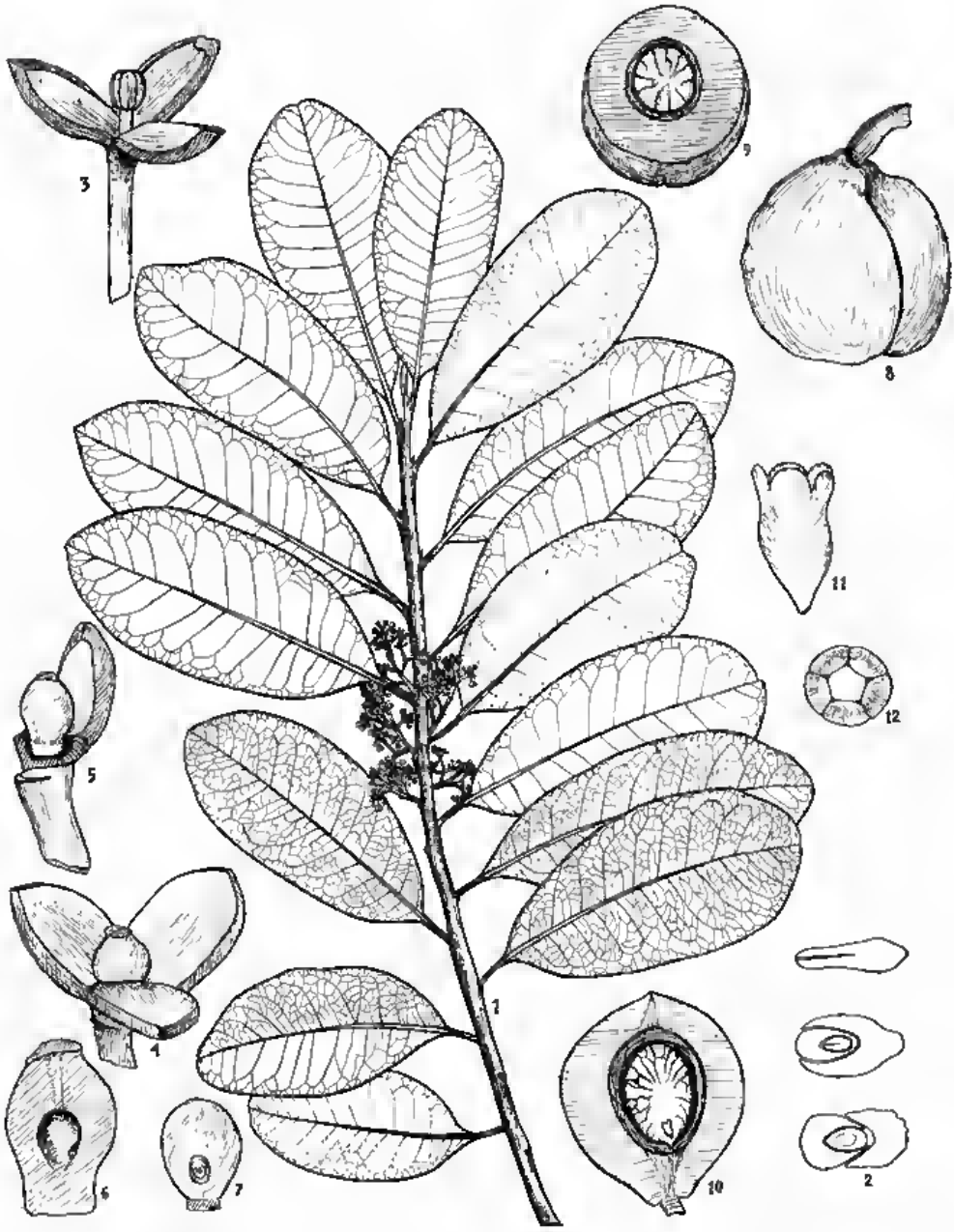
Flores diœci parvi infundibuliformes pedicellati. Sepala crassa, basi in tubum brevem basim columnae antheriferae aut ovarii amplectentia; filamenta in columnam cylindricam connata, antherae dorso columnae adnatae, apice breviter liberae, quam columnae stipes breviores. Ovarium basi stipitatum. Stigmata minuta sessilia, medio sulcata.

Fructus sphaericus, laevis. Pericarpium indehiscens in vivo subcarnosum deinde in sicco statu lignoso crustaceum; arillus nullus. Testae strata 3, externum tenue carnosum, medium lignosum, internum membranaceum demittens processus in endospermum pene-

1. A partir de 1966 le Centre technique forestier tropical de Tananarive diffusait une série de fiches botaniques sous forme multicopiée où R. CAPURON donnait les caractéristiques d'un certain nombre d'essences forestières intéressantes de Madagascar. Il décrivait à ce propos un genre nouveau de *Myristicaceae*, signalait 2 espèces nouvelles dans les genres *Hirtella* (*Rosaceae*) et *Neonauclea* (*Rubiaceae*) et établissait des synonymies nouvelles dans les familles des *Moraceae* et *Eleocarpaceae*. Ces genres et espèces nouvelles n'étaient pas valablement décrits si on se réfère aux règles modernes de la nomenclature botanique. R. CAPURON avait l'intention de les valider, mais sa disparition brutale ne lui a pas permis de terminer la note qu'il avait ébauchée. J'ai donc regroupé ici les éléments permettant d'établir les différents taxons qu'il proposait.

Je me suis aperçu, en outre, que dans son étude des Rhamnacées malgaches (Adansonia 6, 1 : 117-141, 1966) la diagnose d'une espèce avait été omise. En effet, dans le genre *Bathiorhamnus*, 2 espèces sont signalées et distinguées dans la clé, mais aucune diagnose ni description n'est donnée par *B. cryptophorus*. Après avoir revu les notes manuscrites de R. CAPURON, il est nécessaire de réparer ici cet oubli. (J. BOSSER, O.R.S.T.O.M. et Muséum National d'Histoire Naturelle Paris.)

Source : MNHN, Paris



Pl. 1. — **Haematodendron glabrum** R. Cap. : **1**, rameau en fleurs × 2/3; **2**, section transversale à différents niveaux du bourgeon terminal × 10; **3**, fleur mâle × 8; **3**, fleur femelle × 8; **5**, fleur femelle, deux sépales enlevés × 8 (on voit le pied court et robuste de l'ovaire inséré au fond du tube très court formé par la soudure de la base des sépales); **6**, ovaire, section longitudinale × 17; **7**, ovule vu par sa face antérieure × 30; **8**, fruit × 2/3; **9**, section transversale du fruit et de la graine × 2/3; **10**, section longitudinale du fruit et de la graine × 2/3; **11**, embryon vu de profil × 17; **12**, embryon vu du dessus × 17.

Source : MNHN, Paris

trantes (i.e. albumen ruminatum); embryo parvulus; embryonis minimi cotyledones biloboti bosi inter se connatae ascendentes.

Arbores mediocres vel excelsae, in cortice succo rubrosanguineo instructae; folia alterna plus minusre disticha pellucida punctata, membranaceo-chartacea subtus haud albida. Venae parum distinctae, subtus impressae infra gracillimae, ante marginem plus minusve arcuate conjunctae. Inflorescentia paniculatim racemosa, flores plus minusve conferti umbellati. Bracteae adsunt, bracteolae nullae.

TYPUS GENERIS : *Haematodendron glabrum* R. Cap.

Le genre *Haematodendron* nous paraît devoir être séparé des genres actuellement connus de Myristicacées. Par son absence d'arille (caractère constaté sur de multiples fruits sur le frais) il se distingue nettement. Nous reconnaissons à Madagascar deux autres genres dans cette famille: *Brochoneura* Warb. et *Mauloutchia* Warb. *Haematodendron* se sépare de ces genres par son albumen ruminé, ses caractères floraux, la nervation des feuilles, etc.

Haematodendron glabrum R. Cap., *sp. nov.*

Arbor 10-15 m alta (interdum usque 25-30 m attingens). Rami foliaque omnino glabra. Folii lamina membranacea, chartacea, obovalis vel obovali-oblonga, apice rotundata vel obtusa, basi cuneata, 7-13 cm longa, 3-5 cm lata; petiola 7-14 mm longo, super obscure canaliculatoi

Inflorescentia dioica, paniculis parvis axillaribus pauciramosis, 1,5-3 cm longis. Flores apetali, fere 4,5 mm diam., pedicellati, in pseudo-umbellis dispositi, pedicellis ad 4 mm longis. Sepala 3, crassa, basi in tubo brevi connata, extra paulo pilosa, in floribus masculis angustiora acutoria. Floris ♂ columna staminalis 1,5 mm longa, antheris 3-4, fere 0,5 mm longis, dorso columnae staminali cohaerentibus; floris ♀ ovarium uniovulatum, ovoideo-subglobosum, breviter stipitatum, glabrum; stigmate sessili, parvo in longum sulcato; ovulo adscendente; fructu bocciformi indehiscenti globuloso, in diam. in sicco 2,5-3,3 cm; semen arillo destitutum, albumine ruminato, oleaceo, cotyledonibus in tubo cylindrico apice 4-5-lobo connatis (Pl. 1).

TYPE : *R. Capuron 9097 S.F.*, forêt orientale, bassin de la Rantabe, aux environs de Sahajinja, Madagascar (holo-, P!; iso-, TAN.! herb. C.T.F.T.).

R. Capuron 9066 S.F., bassin de la Rantabe, aux environs de Beanana, piste de Sahajinja; *R. Capuron 8605 S.F.*, forêt orientale, réserve naturelle n° 1, Betampona; *R. Capuron 8964 S.F.*, forêt orientale, bassin de la Fananehana, massif de l'Androrona (alt. 600 m); *R. Capuron 18102 S.F.*, réserve naturelle n° 1 Ambodiriana (Tamatave); *8321 S.F.*, forêt de Befody, à l'Est du lac Alaotra; *15132 S.F.*, Bokotra, Marotandrano (Mandritsara); *2215 R.N.*, Vohimarangitra Tamatave).

Arbre généralement de taille moyenne (10-15 m) atteignant parfois de grandes dimensions (25-30 m × 0,60-0,70 m de diamètre). Écorce du tronc des grands arbres épaisse, crevassée, laissant exsuder très abondament, quand on l'entaille, un suc très fluide de couleur rouge sang. Rameaux et feuilles même très jeunes entièrement glabres. Rameaux jeunes noirâtres sur le sec, les rameaux âgés brunâtres, irrégulièrement striés en long, munis de quelques lenticelles allongées souvent disposées en lignes longitudinales, peu visibles. Feuilles des bourgeons terminaux en

Source : MNHN, Paris

vernation indupliquée équitante. Feuilles alternes, peu nettement distiques, atteignant 7,5-14 cm de longueur (y compris le pétiole). Pétiole de 7-14 mm environ, subplan ou obscurément canaliculé à la face supérieure. Limbe membraneux chartacé, obovale, obovale-oblong, atteignant 7-13 × 3-5 cm, à plus grande largeur en général vers le tiers supérieur, de ce point plus ou moins régulièrement atténué vers la base, celle-ci en coin aigu ou légèrement obtus, la base du limbe étroitement décurrente sur les bords latéraux du pétiole au moins vers le haut. Sommet du limbe arrondi ou obtus, parfois très obscurément et obtusément acuminé. Nervure principale plane dessus, saillante dessous. Nervures secondaires extrêmement fines, à peine visibles ou en léger creux à la face supérieure, à peine saillantes à la face inférieure, visibles surtout sur cette face (sur les feuilles encore assez jeunes) par leur coloration différente de celle du limbe, translucides vues par transparence, peu rectilignes et formant des arcs d'anastomose irréguliers à quelque distance (3-5 mm) des marges. Réticulation lâche, visible surtout par transparence. Marge du limbe révolutée sur le sec. Limbe présentant par transparence de très nombreux points translucides visibles surtout sur les feuilles adultes encore tendres. Face inférieure du limbe non glauque. Plante dioïque. Inflorescences axillaires en petites panicules pauciramifiées, longues de 1,5-3 cm. Axes de l'inflorescence et bractées portant quelques poils vers leur extrémité ainsi que les pédicelles et la face externe des boutons. Poils très caducs.

Fleurs rassemblées en pseudo-ombelles irrégulières au sommet des ramifications, par 3-15 environ. Pédicelles floraux munis à leur base ou plus ou moins haut (jusque sous le calice) d'une bractée très caduque mais laissant en tombant une cicatrice saillante très nette. Pas de bractéoles. Fleurs mâles et femelles pédicellées. Pédicelles atteignant 4 mm de longueur. Sépales épais, surtout à la base, sur les bords et au sommet, soudés à la base en court tube, plus ou moins étalés à l'anthèse, plus ou moins cupuliformes extérieurement à la base. Fleurs de 4,5 mm de diamètre environ (boutons ovoïdes). Sépales avec quelques poils sur leur face externe, ceux des fleurs femelles à partie libre largement ovale, obtus (2,5 × 2 mm), ceux des fleurs mâles plus étroits et plus aigus (2,5 × 1,5 mm). Colonne staminale longue de 1,5 mm, à base incluse dans le tube calicinal. Anthères 3-4 (soit 6 ou 8 loges) ayant en longueur environ le tiers de la longueur totale de la colonne staminale, soudées par leur dos, sur presque toute leur longueur à la colonne staminale. Ovaire ovoïde subglobuleux, largement et brièvement stipité à la base, glabre, sillonné longitudinalement (sillon correspondant à l'intervalle entre 2 sépales). Stigmate sessile, petit, sillonné en long au milieu, à bords parfois très légèrement foliacés. Un seul ovule ascendant, à micropyle subinfère opposé au sillon de l'ovaire. Fruit bacciforme, indéhiscent, globuleux, d'environ 2,5-3 cm de diamètre sur le sec (4-5 sur le vif). Péricarpe épais de 3 mm environ sur le sec (1 cm sur le vif). Arille nul. Téguments de la graine au nombre de 3, l'extérieur charnu, mince, le moyen crustacé, mince, fragile sur le sec, l'intérieur plus ou moins membraneux envoyant des cloisons radiales, irrégulières dans l'albumen. Albumen ruminé, oléagineux. Radicule très petite (1,8 mm de

Source : MNHN, Paris

longueur) placée dans une petite cavité de l'albumen tout près de sa base. Cotylédons soudés en tube cylindrique à bord libre 4-5 lobé réguliérement.

Sur le sec, fruit ovoïde (2,8-3,3 cm de long × 2,3-2,5 cm de hauteur × 2-2,2 cm d'épaisseur), briévement (3-4 mm) stipité à la base, non rostré au sommet. Péricarpe brun foncé maculé de nombreuses granulations fauves ou blanchâtres. Graines conformes (2-2,3 × 1,7-1,9 cm) très légèrement comprimées latéralement. Hile basal, voisin du micropyle qui est légèrement saillant sous forme d'une minuscule protubérence. Chalaze très légèrement en-dessous du sommet de la graine dans une petite indentation du tégument. Raphé non en sillon. Tégument moyen de la graine lisse.

Forêt á mousse et á sous-bois herbacé, généralement au-dessus de 300-400 m d'altitude, jusque vers 900-1 000 m. Trés abondant par places sur les crêtes.

Le nom malgache qui désigne cette espéce est *Rara*. Mais ce nom est également utilisé pour nommer d'autres Myristicacées. Divers qualificatifs tels *be* (grand), *mena* (rouge) lui sont souvent adjoint.

B. — SUR DEUX NOUVELLES ESPÈCES DU GENRE *HIRTELLA* LINN. (*ROSACEAE*)

Hirtella tamenaka R. Cap., *sp. nov.*

Arbor ad 30 m alta, in diam. ad 1 m. Rami novi complanato-compressi. Folia glabra persistentia; lamina integra, pagina inferiore locis glandulosis munita, elliptica, ovali-elliptica vel obovali-elliptica, 5-13 cm longa, 2-6,5 cm lata, apice late rotundato vel obtuso, basi cuneata in petiolo paulo decurrenti; petiolo 3-10 (15) mm longo, lato, robusto; stipulis lobulis 2, basi petioli figuratis.

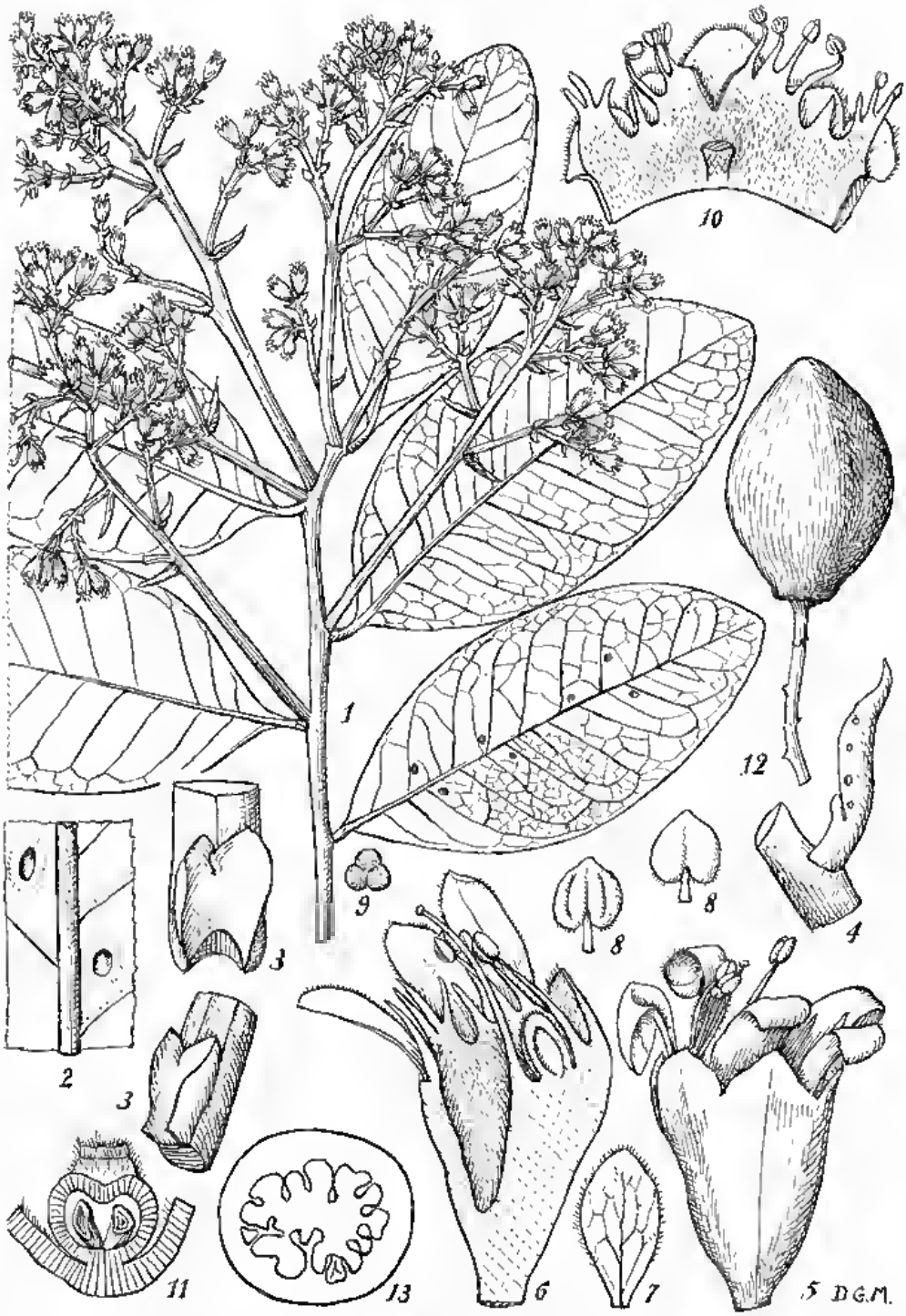
Inflorescentia axillaris vel terminalis, paniculis cymarum foliis aequilongis vel longioribus, axibus complanatis. Flos parvus, 5-6 mm longus, hermaphroditus, paulo zygomorphus; pedicello brevi (1 mm), apice in pacillo receptaculari intus piloso dilatato; sepalis petalisque margine receptaculi insertis; sepalis 5, ovalibus, triangulis, marginibus ciliolatis; petalis 5, caducissimis, ellipticis, basi angustatis, fere 3 mm longis, marginibus ciliolatis; stamina fertilia 7, filamentis dimidia inferiore parte inter se connatis, antheris parvis rotundatis; staminodia 8, quorum 6 filamentis connatis, 2 filamentis liberis. Ovarium a centro remotum, in parte staminum fertilium insertum, uniloculare, ovulis 2, basilaribus, ascendentibus, collateralibus; stylo gynobosico, 3 mm longo, stigmate parvo 3-lobulato. Fructus drupaceus ovoideus, 3-4 cm longus, in diam. 2,5-3 cm, pericarpio tunica interna piloso.

TYPE : *R. Capuron 18247 S.F.*, environs de la baie d'Antongil, forêt littorale entre Tenina et Rantabe, Madagascar (holo-, P!; iso-, TAN! herb. C.T.F.T.).

864 S.F., Antongondriha, vallée de l'Androranga; *12065 S.F.*, Amitsalova, Mahatalaka (Fort Dauphin); *11061 S. F.*, Sahavolamena, Soanierana-Ivongo; *10802 S.F.*, Antako-Ifarantsa, Fort-Dauphin; *15362 S. F.*, Farankaraina, Maroantsetra; *6393 S.F.*, Manombo, Farafangana; *6072 S.F.*, Mandena, Fort-Dauphin; *R. Capuron 22337 S.F.*, forêt de Bemangidy, au nord de Mahatalaky, Fort Dauphin.

Hirtella tamenaka est un des grands arbres de la forêt orientale; la hauteur atteint fréquemment 30 m et le diamétre couramment plus de 1 m. L'écorce du tronc est généralement brun-rougeâtre. Elle est rugueuse, trés dure et très scléreuse et a une odeur qui rappelle celle de la

Source : MNHN, Paris



Pl. 2. — **Hirtella tamenaka** R. Cap. : **1,** rameau en fleurs × 2/3; **2,** détail de la face inférieure d'une feuille × 4; **3, 3',** base du pétiole montrant les stipules × 4; **4,** bractée de l'axe principal de l'inflorescence × 4; **5,** fleur × 7; **6,** fleur en section longitudinale × 8; **7,** pétale étalé × 5; **8, 8',** anthère × 15; **9,** stigmate vu par-dessus × 34; **10,** haut du réceptacle et tube staminal étalé, face interne × 6; **11,** section transversale de l'ovaire × 14; **12,** fruit × 2/3. — **Hirtella cerebriformis** R. Cap.: **13,** section transversale du fruit × 23.

Source : MNHN, Paris

graisse rance ou de l'huile d'arachide non raffinée. Les rameaux feuillés adultes (d'environ 3 mm de diamètre) sont marqués de nombreuses petites lenticelles; très jeunes, ils sont nettement comprimés. Les feuilles sont simples, alternes, brièvement pétiolées, très entières, persistantes. Le limbe est de forme elliptique, ou ovale-elliptique ou obovale-elliptique, suivant que la plus grande largeur se trouve au milieu, au-dessous ou au-dessus du milieu. Le rapport longueur sur largeur varie de (1,5) 2 à 3 (3,5). Le sommet de la feuille est obtus ou plus ou moins largement arrondi, la base s'atténue en coin aigu ou obtus, qui se prolonge en aile étroite sur les bords latéraux du haut du pétiole. Celui-ci est robuste, large, plan dessus ou presque, souvent ridulé fissuré transversalement dessous. A la face supérieure de son extrême base le pétiole présente deux sortes de petites oreillettes persistantes, formées par les stipules; elles forment une petite niche qui protège le bourgeon axillaire. La nervure principale est plane dessus, un peu saillante dessous; les nervures secondaires sont au nombre de 10-15 paires; elles sont très peu saillantes. La face inférieure porte, au voisinage de la nervure principale ou à mi-chemin entre la nervure et le bord du limbe, un certain nombre (jusqu'à une quinzaine) de plages glanduleuses; ces plages, à surface luisante, un peu enfoncées par rapport à la surface du limbe, sont de forme circulaire ou elliptique (0,6 à 1 mm de long).

Les inflorescences sont des panicules de cymes axillaires ou terminales, isolées ou groupées par deux; les bractées, à l'aisselle des ramifications sur l'axe principal sont bien développées; elles représentent des feuilles réduites ayant conservé leur appareil stipulaire et les plages glanduleuses. Les bractées à l'aisselle des ramifications secondaires sont beaucoup plus réduites, triangulaires, carénées anguleuses sur le dos. Les fleurs sont petites (5-6 mm de long), hermaphrodites, un peu irrégulières. Le pédicule très court, se dilate à son sommet en une coupe réceptaculaire profonde, poilue intérieurement. Les sépales et les pétales sont insérés sur les bords de la coupe. Les sépales sont ovales triangulaires, ciliolés sur les bords, imbriqués dans le bouton; les pétales sont blancs ou lilas-clair, très caduques, tordus dans le bouton, elliptiques, très étroits à la base, ciliolés sur les bords. Les étamines sont insérées tout autour du bord de la coupe réceptaculaire, leurs filets sont soudés en anneau à la base; elles sont courtes, les plus longues ne dépassant guère 2,5 mm. Elles sont typiquement au nombre de 15; 7 sont fertiles, les 8 autres étant réduites à des staminodes. Les 7 étamines fertiles ont leurs filets soudés sur à peu près la moitié de leur longueur en une lame unique; de part et d'autre de celle-ci se trouve un staminode bien dégagé par rapport à ses voisins; les 6 autres staminodes forment également une lame provenant de la soudure de la base des filets. Les anthères fertiles sont petites, dorsifixes, orbiculaires, excisées à la base et s'ouvrant par 2 fentes introrses. Les staminodes sont aigus au sommet ou parfois un peu spatulés. L'ovaire est inséré excentriquement dans le haut de la coupe réceptaculaire, du côté des étamines fertiles, il est uniloculaire et contient deux ovules basaux ascendants collatéraux; le style est gynobasique, aplati à sa base, un peu dilaté latéralement, plus haut il devient cylindrique et se

Source : MNHN, Paris

termine par un petit stigmate un peu trilobulé. Le fruit est une drupe plus ou moins ovoïde, à surface un peu bosselée. Le péricarpe est coriace ligneux, poilu sur sa face interne. La graine n'a pas été vue à maturité complète.

Cette espèce, désignée communément sous le nom de *Tamenaka* est répandue dans le domaine forestier oriental, du bassin de la Fanambana (Sud de Vohémar) au Nord, jusqu'à Fort-Dauphin au Sud, et des forêts littorales jusqu'à une altitude de 500-600 m.

Hirtella cerebriformis R. Cap., *sp. nov.*

H. tamenaka *R. Cap. species affinis, sed differt inflorescentiis dense pubescentibus, semine extra ruminato, florum sepalis cochlearibus, staminibus antheris multo majoribus.*

Type : *12920 S.F.*, forêt de Vohibola, Tampina (Ambila-Lemaitso), Madagascar (holo-, P!; iso-, TAN! herb. C.T.F.T.).

10175 S.F., Analamafana, Mananjary; *5863 S.F.*, Ambila-Lemaitso; *16622 S.F.* et *16931 S.F.*, forêt sur sable, Tampolo, Fénérive; *14668 S.F.*, Ambodimanary, Ambaty (Nosy-Varika); *R. Capuron 28026 S.F.*, forêt sublittorale sur sable, Ambila-Lemaitso; *R. Capuron 18165 S.F.*, Tampolo, nord de Fénérive; Rajanaparany, *9154 R.N.*, Vohimangitra, Ambodiriana (Tamatave).

Hirtella cerebriformis est un arbre de taille moyenne, atteignant 8-15 m de haut, parfois un peu plus, à écorce rugueuse. Les rameaux jeunes sont couverts d'une pubescence apprimée caduque. Les feuilles sont simples, obtuses, entières, persistantes, à limbe coriace, glabre, ou un peu pubescent à la base, face inférieure, sur la nervure médiane, obovale ou obovale-elliptique ou largement elliptique, atteignant 5,5-7,5 (10) cm de long sur 2,5-4 (6) cm de large, arrondi ou un peu rétus au sommet, en coin à la base et un peu décurrent sur le pétiole ou, plus rarement, arrondi à subcordé, portant face inférieure, quelques pustules glanduleuses, difficilement visibles (peut être même parfois absentes). La nervure médiane est plane sur le dessus, saillante dessous; les nervures secondaires sont au nombre de 12-15 paires saillantes dessous; le pétiole est robuste, en général court, 4-7 mm (pouvant atteindre 15 mm), pileux à l'état jeune puis glabrescent, pouvant porter quelques glandes dans sa partie supérieure, aplati, ridulé transversalement dans sa partie inférieure, portant à sa base 2 petites stipules soudées entre elles en coupe, protégeant le bourgeon.

Inflorescences axillaires ou terminales, en panicules de cymes, assez denses, plus courtes que les feuilles (ou de longueur sensiblement égale). Axe de l'inflorescence, pédicelle densément pubescents; pédicelles très courts (1-1,5 mm) élargis au sommet en coupe; bractées deltoïdes, petites (2,5 mm de long), obtuses, caduques. Fleurs petites (4 mm de long) un peu irrégulières, hermaphrodites; coupe réceptaculaire infundibuliforme, peu profonde, tomenteuse à l'intérieur; sépales 4, insérés sur le bord de la coupe, épais, cochleiforme, arrondis au sommet, ciliés sur les bords, de 2-3 mm de long, glabres ou un peu pubescent extérieurement à la base. Pétales 5, assez épais, très caduques, largement ovales, de 4 mm de long sur 2,5-

Source : MNHN, Paris

2,7 mm de large, un peu concaves, arrondis au sommet, rétrécis brusquement à la base en un très court onglet, ciliolés sur les bords; étamines et staminodes soudés en couronne par la base de leurs filets, insérés au bord du réceptacle; étamines fertiles 7, placées du côté de l'ovaire, un peu plus longuement soudées à leur base, 3 centrales rapprochées, ayant de part et d'autre un groupe de 2 étamines (mais ceci n'étant pas constant, des staminodes pouvant s'intercaler entre les 2 étamines extrêmes), filet glabre, rétréci au sommet, de 3 mm de long, anthère dorsifixe, suborbiculaire, en fer à cheval, de 1-1,2 mm de long sur 1 mm de large, à déhiscence longitudinale introrse; staminodes 8, réduits à 8 dents aciculaires irrégulières, courtes, occupant le côté de la coupe réceptaculaire opposé aux étamines fertiles. Ovaire excentré et inséré d'un côté de la coupe réceptaculaire, pileux, uniloculaire, contenant 2 ovules basilaires, collatéraux, ascendants; style gynobasique longuement pileux à la base; stigmate terminal, petit. Fruit : drupe globuleuse à surface bosselée, glabre, de 3-4 cm de diamètre, péricarpe coriace pileux sur sa face interne.

Cette espèce rappelle *H. tamenaka* par l'aspect général des rameaux feuillés; mais elle se distingue aisément par les caractères floraux, la pilosité des inflorescences, et la graine à surface ruminée. Les malgaches appellent ces 2 espèces du même nom : *Tamenaka.*

C. — SUR DEUX ESPÈCES NOUVELLES DU GENRE *NEONAUCLEA* MERR. *(RUBIACEAE)*

Neonauclea foveolata R. Capuron, *sp. nov.*

Arbor ad 25-30 m alta, trunco in diam. 0,80-1 m. Rami apice in acumen e stipulis involutis ultimi foliorum jugi constante producti. Folia opposita, petiolo 1-2,5 cm longo, supra canaliculato, lamina integra, ovali vel ovali-elliptica, 5,5-10,5 cm longa, 2-5,5 cm lata, basi rotundata vel cuneata, apice in aciem attenuata, glabra vel pagina inferiore pilis parvis munita; nervo principi subtus prominenti, nervis secundariis 10-12 jugis; stipulis longis angustis, statu novo una circum alteram involutis.

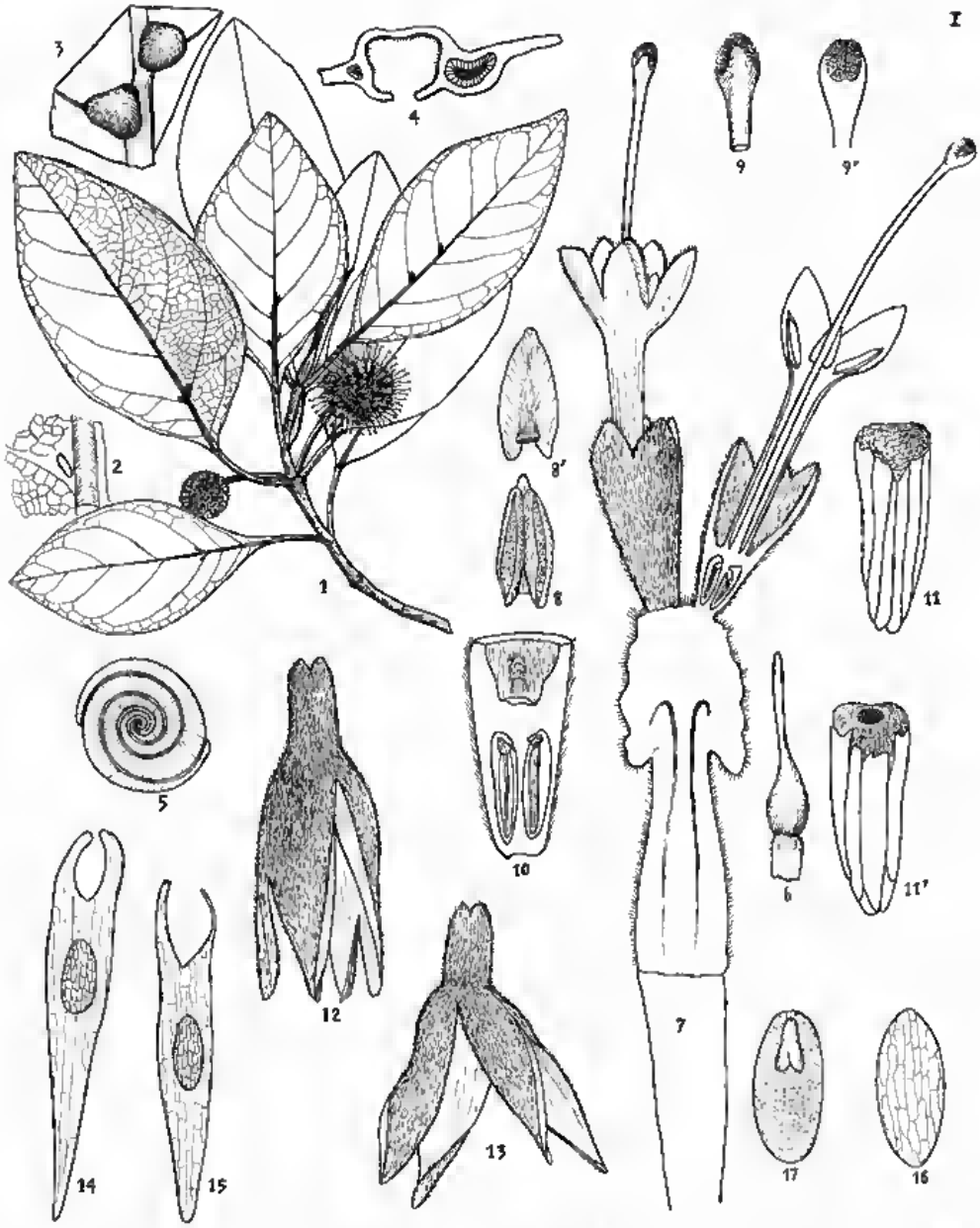
Inflorescentiae axillares, solitares, capitatae. Capitula per anthesin in diametro ad 20 mm, statu novo bractea apiculata caduca circumdata; pedunculo 1-1,5 cm longo; floribus inter se liberis, apice inflato piloso pedunculi insertis, 4-5-meris; corallae tubo extra glabro, ovarii loculis 5-10-ovulatis; fructu capsulari in valvis-4-dehiscenti; seminibus minimis, alatis, ala basi bifida, apice aculeata.

TYPE : *R. Capuron 3002 S.F.*, gorges de la Mævarano, en amont du lieu-dit Ambatoafo, Centre Nord de Madagascar (holo-, P!; iso-, TAN! herb. C.T.F.T.).

H. Humbert 25383, localité du type; *7082 S.F*, Andrambovato, Tolongoina, Fort-Carnot.

Le *Neonauclea foveolata* R. Cap. est un grand arbre pouvant dépasser 30 m de haut. L'écorce du tronc est brun-foncé extérieurement, écailleuse-fissurée; l'épaisseur de l'écorce atteint 2 cm; sur tranche, sa moitié externe (rhytidome exclu) est de teinte rosée, tandis que sa moitié interne est jaune clair. Les rameaux et les feuilles sont glabres ou portent parfois (les feuilles sur les pétioles ou à leur face inférieure) des poils courts, très petits, à

Source : MNHN, Paris



Pl. 3. — **Neonauclea foveolata** R. Cap. : **1**, rameau en fleurs × 2/3; **2**, ouverture d'une domatie × 3; **3**, deux domaties vues à la face supérieure du limbe × 3; **4**, section transversale du limbe à hauteur d'une domatie × 10; **5**, section transversale des stipules enroulés l'un autour de l'autre × 12; **6**, spathe entourant une jeune inflorescence × 3; **7**, section longitudinale d'une inflorescence (2 fleurs seulement figurées) × 8; **8**, **8'**, étamine (face interne et externe) × 15; **9**, **9'**, tête stigmatique face et profil × 15; **10**, section longitudinale de l'ovaire × 15; **11**, **11'**, un placenta portant 6 ovules vu du côté externe et du côté de son insertion × 30; **12**, capsule au début de sa déhiscence × 8; **13**, capsule ouverte × 8; **14** et **15**, deux graines × 15; **16**, graine débarrassée de son aile × 30; **17**, graine, embryon mis à nu × 30.

Source : MNHN, Paris

peine perceptibles à l'œil nu. Les rameaux aoûtés sont brun-clair, tachetés de nombreuses lenticelles plus claires. Ils portent à leur sommet un organe en forme d'ergot, de couleur rouge pourpre sur le vif, constitué par les stipules de la dernière paire de feuilles. Feuille à pétiole souvent lavé de rouge à la base, limbe ovale ou ovale-elliptique, à plus grande largeur généralement en-dessous du milieu, à base arrondie ou en coin plus ou moins ouvert mais se raccordant au haut du pétiole sous un angle aigu, sommet atténué en pointe plus ou moins aiguë; limbe cassant sur le frais, quoique peu épais, vert luisant et foncé dessus, plus clair dessous, devenant rouge chez les vieilles feuilles prêtes à tomber; nervure principale jaunâtre dessus, plus claire que le limbe; nervures secondaires fines, également plus claires que le limbe; à leur aisselle et, plus rarement, sur leur parcours, elles portent des domaties, boursouflées à la face supérieure de la feuille, s'ouvrant à la face inférieure par un petit orifice.

Inflorescences en têtes sphériques, axillaires, solitaires, porté par un pédoncule glabre. Fleurs semblables à celles de l'*Adina microcephala* (Delile) Hiern, libres entre elles; 4-5 mères; tube de la corolle glabre extérieurement; loges ovariennes contenant chacune 5-10 ovules; fruits capsulaires s'ouvrant en 4 valves; graines minuscules, entourées d'une aile membraneuse, bicornue à la base en pointe aiguë au sommet.

Neonauclea macrostipula R. Cap., *sp. nov.*

A praecedenti specie differt foliorum lamina majore (10-20 cm) et stipulis statura magnis (25-45 mm longis, 20 mm latis), apice rotundatis, in alabastro haud involutis. Inflorescentia in capitulo 25-40 mm in diam. disposita, pedunculo 6-8 cm longo.

Type : *10098 S.F.*, Andrambovato, Fort Carnot, Madagascar (holo-, P!; iso-, TAN! herb. C.T.F.T.).

Nous n'avons pas de renseignements, quant à la taille atteinte par cet arbre. Les extrémités des rameaux sont un peu aplatis, à écorce jaunâtre, lisse. Les feuilles sont à limbe glabre, elliptique ou ovale-elliptique, de 10-20 cm de long sur 6-12 cm de large, obtus parfois subapiculé au sommet, en coin à la base et faiblement décurrent sur le pétiole; la nervure médiane est canaliculée sur la face supérieure, fortement saillante face inférieure, les nervures secondaires sont au nombre de 8-10 paires, saillantes dessous, portant à leur aisselle une domatie, s'ouvrant face inférieure par un petit orifice pileux (des domaties peuvent aussi exister à l'aisselle des nervures tertiaires); pétiole glabre, canaliculé dessus, de 1,6-3 cm de long; stipules libres, en lame foliacée ovale, arrondie au sommet glabre, très caduque, cicatrice interpétiolaire bien visible. Inflorescences en capitules sphériques, solitaires, axillaires; pédoncule robuste portant 1 ou 2 paires de bractées opposées, glabre ou pubescent au sommet et sous les bractées. Fleurs libres entre elles, très nombreuses, insérées sur le sommet élargi densément pileux du pédoncule, 5-mères; calice à pubescence apprimée externe et interne, à lobes linéaires, un peu élargis subspatulés, arrondis et épaissis au sommet;

Source : MNHN, Paris

corolle de 7-8 mm de long à tube glabre extérieurement, portant quelques rares poils intérieurement dans la partie supérieure, à lobes pubescents sur les 2 faces, épaissis et carénés sur le dos; anthères subsessiles, insérées au sommet du tube, faiblement exsertes, apiculées au sommet, sagittées à la base; style longuement exsert à stigmate capité; ovaire à 2 loges à 10-15 ovules, bicornus à la base; fruit non vu.

Les *Neonauclea* comme beaucoup de Nauclées sont appelés par les malgaches : *Molopangady*, *Valompagady* ou *Valotra*.

D. — COMBINAISONS ET SYNONYMIES NOUVELLES

Alleanthus greveanus (Baill.) R. Cap., *comb. nov.*

— *Ampalis greveana* Baill. in Grandidier, Hist. Madag., Plantes, tab. 293 A, ic. tantum (1891).
— *Chlorophora greveana* (Baill.) Leandri, Mém. Inst. Sci. Madag. sér. B, I : 18 (1948).
— *Maclura greveana* (Baill.) Corner, The Gardener's Bull. Singapore, 19 : 237 (1962).
— *Chlorophora humberti* Leandri, Mém. Inst. Sci. Madag., sér. B, 1 : 20 (1948).
— *Maclura humberti* (Leandri) Corner, The Gardener's Bull. Singapore, l. c.

D. Normand, étudiant l'anatomie du bois du *Chlorophora greveana* (Baill.) Léandri, avait émis des doutes quant à l'appartenance de cette plante au genre *Chlorophora*. De fait, par ses caractères floraux (fleurs petites, cachées par de grandes bractées, pièces du périanthe soudées et formant une sorte d'utricule autour de l'ovaire), il est préférable de rattacher cette plante au genre *Alleanthus* Thw. Corner, dans son étude sur la classification des Moracées, se basant sur le rattachement de ces plantes malgaches, au genre *Chlorophora* par J. Léandri et considérant *Chlorophora* comme une simple section de *Maclura*, les avaient placées dans ce dernier genre. Dans ce même travail, il fait de *Alleanthus* une section de *Broussonetia*. Pour notre part, nous avons estimé qu'il n'y a pas d'intérêt à regrouper dans un genre, des plantes que l'on conserve cependant dans une section distincte, et nous préférons garder à *Alleanthus* son rang de genre.

Léandri, dans sa flore des Moracées de Madagascar décrit 2 *Chlorophora*. Nous ne pensons pas pouvoir le suivre, les caractères distinctifs retenus (forme et taille des feuilles, formes des syncarpes) nous paraissant de faible valeur. Nous réunissons donc *Chlorophora humberti* à *Alleanthus* (*Chlorophora*) *greveanus*.

Sloanea rhodantha (Bak.) Capuron, *comb. nov.*

— *Elaeocarpus rhodanthus* Bak., Journ. Linn. Soc. 20 : 107 (1883).
— *Elaeocarpus quercifolius* Bak., l. c. : 108.
— *Elaeocarpus dasyandrus* Bak., l. c. : 108.
— *Elaeocarpus rhodanthoides* Baill., Bull. Soc. Linn. Paris I : 560 (1886).
— *Elaeocarpus quadrilobus* Jum. et Perr., Rev. Gen. Bot. 24 : 324 (1912).
— *Echinocarpus rhodanthus* (Bak.) Schltr., Engl. Bot. Jahrb. 54 : 147 (1916) in obs.

Source : MNHN, Paris

Nous avons réuni en une seule, plusieurs espèces qui avaient été distinguées par les précédents auteurs. L'espèce telle que nous la concevons présente certes des variations d'aspect assez considérables, mais ces variations n'intéressent que l'appareil végétatif ; forme des feuilles, pubescence. Les caractères des fleurs (sauf quelques variations affectant uniquement les découpures des pétales) et des fruits sont constants. Les aires occupées par les diverses espèces se superposent. Aussi pensons-nous qu'il est préférable, de considérer les *Sloanea* malgaches comme les représentants d'une seule espèce. Tout au plus, croyons-nous pouvoir pour le moment distinguer 2 variétés :

var. **rhodantha,** groupant les formes à feuilles glabres ou glabrescentes ;

var. **dalechampioides** (Bak.) R. Cap., *stat. nov.*

— *Elaeocarpus dalechampioides* Bak., Journ. Linn. Soc. **22** : 452 (1887).

Dans cette variété prennent place les individus à feuilles nettement poilues et à base du limbe souvent nettement arrondie ou un peu en cœur. Cette variété est basée sur *E. dalechampioides* Bak.

E. — ÉTABLISSEMENT D'UNE ESPÈCE NOUVELLE DE *BATHIORHAMNUS* (RHAMNACÉE)

Bathiorhamnus cryptophorus R. Cap., *sp. nov.*

Frutex vel arbor ad 15 m alta ; ramulis puberulis ; foliis alternis deciduis, petiolatis (6-12 mm) ; lamina membranacea ovato-elliptica vel elliptico-lanceolata, marginibus dentatis, basi rotundata vel obtusissima, apice rotundata vel obtusa, nervis 3, lateralibus laminae apicem attingentibus ; nervis secundariis numerosissimis. Flores fere B. louveli *in fasciculos axillares 1-4-floros. Fructus 1,3 cm diam.*

Type : *10897 S.F.*, galerie forestière de la Mangaisiaka, canton d'Amboasary, dt. d'Ambovombe, Madagascar (holo-, P!).

Ouest : *s.n. R.4*, forêt de l'Antsingy, aux environs de la clairière d'Adiriana (piste Anisalova-Tsiandro). — Sud-Ouest : *7763 S.F.*, route de Manombo à Tuléar ; *7848 S.F.*, escarpements calcaires dominant la rive gauche de l'Onilahy, en face de Saint-Augustin ; *Poisson 2e voyage n° 195*, Analalava, à 10 km environ en aval de Tongobory ; *8491 S.F.*, berges de la Mangaisiaka, à Ranomainty (à l'Ouest de Bevilany, route d'Amboasary à Ranopiso).

Arbre pouvant atteindre 15 m de hauteur et 0,04 m de diamètre, à écorce profondément crevassée. Rameaux feuillés grêles (1-1,5 mm de diamètre) finement pubérulents grisâtres, les rameaux défeuillés demeurant assez longtemps pubérulents. Stipules triangulaires aiguës, petites (1 mm de long), pubérulentes, caduques. Feuilles caduques, alternes, pétiolées. Pétiole pubérulent, long de 6-12 mm, très légèrement renflé vers son sommet.

Source : MNHN, Paris

Limbe membraneux, très finement ponctué pellucide, ovale-elliptique ou elliptique-lancéolé (2,8-7 × 1,4-2,7 cm), environ 2 à 3,5 fois plus long que large, à plus grande largeur vers le tiers inférieur, à base arrondie ou très obtuse, à sommet arrondi ou obtus. Limbe pubescent hérissé sur les 2 faces, plus densément à la face inférieure qui est douce au toucher. Marges très finement denticulées, les dents parfois obsolètes et alors marges subentières. Feuilles trinerves, les nervures latérales se séparant de la médiane un peu au-dessus de la base, courant à peu près à mi-chemin entre la nervure principale et les marges, atteignant tout à fait le sommet du limbe. Nervure principale et latérales très finement en creux à la face supérieure, saillantes à la face inférieure où elles sont de teinte plus foncée que le limbe. Une domatie à l'aisselle de chacune des nervures latérales, faisant une nette saillie à la face supérieure du limbe. Nervures secondaires très fines et très nombreuses, très finement saillantes à la face supérieure, non ou à peine visibles en dessous. Cymes axillaires, sessiles, 1-4 flores. Fleurs pubérulentes sur le pédicelle et la face externe du calice. Pédicelles grêles, longs de 3-4 mm environ. Bractées très petites, triangulaires, pubérulentes grisâtres. Fleurs hermaphrodites, d'environ 6 mm de diamètre. Sépales munis de quelques points translucides, triangulaires, d'environ 1,5-2 mm de large à la base et 1,8-2 mm de hauteur, fortement carénés sur leur face interne, la carène s'élargissant brusquement vers la base du sépale. Pétales longs de 1,5 mm environ, dont la moitié pour l'onglet bien plus étroit que la lame pétalaire proprement dite, celle-ci hémicirculaire brusquement rétrécie-tronquée sur l'onglet. Quelques poils sur la face dorsale de l'onglet et la ligne médiane dorsale du pétale. Étamines (oppositi-pétales) un peu plus longues que les pétales à l'anthèse, à filets larges à la base, se rétrécissant vers le haut. Anthères ovales très brièvement apiculées au sommet dans le bouton, longues d'environ 0,8 mm. Disque glabre, pentagonal, ses angles légèrement échancrés par la base des étamines et des pétales. Ovaire profondément enfoncé dans le disque à 3 loges uniovulées. Style conique, court (1 mm), très brièvement trilobé au sommet. Fruit de 1,3 cm de diamètre environ, subglobuleux, entouré à son extrême base par le réceptacle persistant (de 8 mm de diamètre); exocarpe mince (0,5-1 mm); noyaux de l'endocarpe minces. Graines non vues à maturité complète.

Source : MNHN, Paris

ADANSONIA, ser. 2, **12** (3) : 389-402. 1972.

ÉTUDES EMBRYOLOGIQUES DANS LE GENRE *CYNORKIS (ORCHIDACEAE)*

par Yvonne VEYRET

RÉSUMÉ : Les *C. ridleyi* Dur. et Schinz., *C. ampullacea* H. Perr. et l'hybride présumé *C. lilacina* × *C. ridleyi* H. Perr. sont apomictiques autonomes absolus. L'archespore est la CMM; elle avorte ou dépasse rarement le stade dyade suivant les espèces. Ses produits ne sont pas fonctionnels. L'embryonie est soit nucellaire, soit omnisaccale diploïde; ce dernier mode est nouveau.

SUMMARY : *C. ridleyi* Dur. et Schinz., *C. ampullacea* H. Perr. and the presumed hybrid *C. lilacina* × *C. ridleyi* H. Perr. are obligate autonomous apomicts. Archespore is the MMC; generaly is aborts or give rise to dyad cells according to the species. Its products are not functionnal. Embryony is nucellar or omnisaccal diploid; this last modality is new.

Le genre *Cynorkis* groupe actuellement environ 140 espèces; l'une d'elles est asiatique, un petit nombre se rencontrent en Afrique tropicale et australe, les autres sont spéciales à la région malgache : Madagascar, Comores, Mascareignes, Seychelles; mais la majorité sont endémiques de la Grande Ile.

Ces espèces sont réparties dans 6 sections suivant le nombre de viscidies et diverses caractéristiques du rostellum. Les espèces présentement étudiées appartiennent toutes à la première section du genre, qui rassemble plus de la moitié des *Cynorkis*, mais elles y sont classées dans des groupes différents : le *C. ridleyi* Dur. et Schinz. dans le premier, le *C. ampullacea* H. Perr. dans le troisième, l'hybride présumé *C. lilacina* × *C. ridleyi* a le premier de ses parents dans le deuxième groupe.

Chez toutes ces espèces le mode de reproduction asexué était évident avant d'en avoir la preuve microscopique; en effet le pollen peut être avorté ou les pollinies rester en place et le stigmate ne porter aucune trace de pollen; malgré cela elles développent des ovules pourvus d'embryons. Dans tous les cas l'apomixie est autonome et absolue mais les modalités de la reproduction apomictique présentent des différences suivant ces espèces et en conséquence nous examinerons celles-ci successivement.

Source : MNHN, Paris

C. ridleyi Dur. et Schinz

Le *C. ridleyi* est décrit par H. Perrier de la Bathie comme étant « très variable quant à la forme du lobe médian du labelle qui peut être orbiculaire, largement flabelliforme, obréniforme, largement ovale ou même étroitement oblong, et denté-crénelé ou échancré-apiculé au bord antérieur ».

Le mode de développement apomictique de l'embryon dans les 4 formes que nous avons observées, est particulièrement évident lorsque le pollen est avorté, ce qui est le cas dans 2 de celles-ci. Parmi ces 4 formes, 3 poussent côte à côte en sous-bois d'Eucalyptus dans la réserve de l'Angavokely, près de Tananarive; nous les numéroterons de 1 à 3; la 4e provient de la forêt primaire de la Montagne d'Ambre, au nord de l'île. Pour toutes la floraison a lieu en septembre.

Le n° 1 a une feuille petite, courte, résillée de vert plus clair, à limbe horizontal. Le lobe médian du labelle est cordiforme; l'appareil pollinaire est apparemment normal.

Le n° 2 présente 1 à 2 petites feuilles d'un vert foncé en-dessus, pourpre en-dessous. Le lobe médian du labelle est plus large que long, tronqué-crénelé à son extrémité; les pollinies sont entières.

Le n° 3 ne possède qu'une feuille, finement maculée de blanc, principalement de part et d'autre de la nervure médiane sur la face supérieure de la feuille, dressée. Le lobe médian du labelle est de forme générale triangulaire, à extrémité obtuse, 2,5 fois plus long que large en son milieu. Le pollen est avorté.

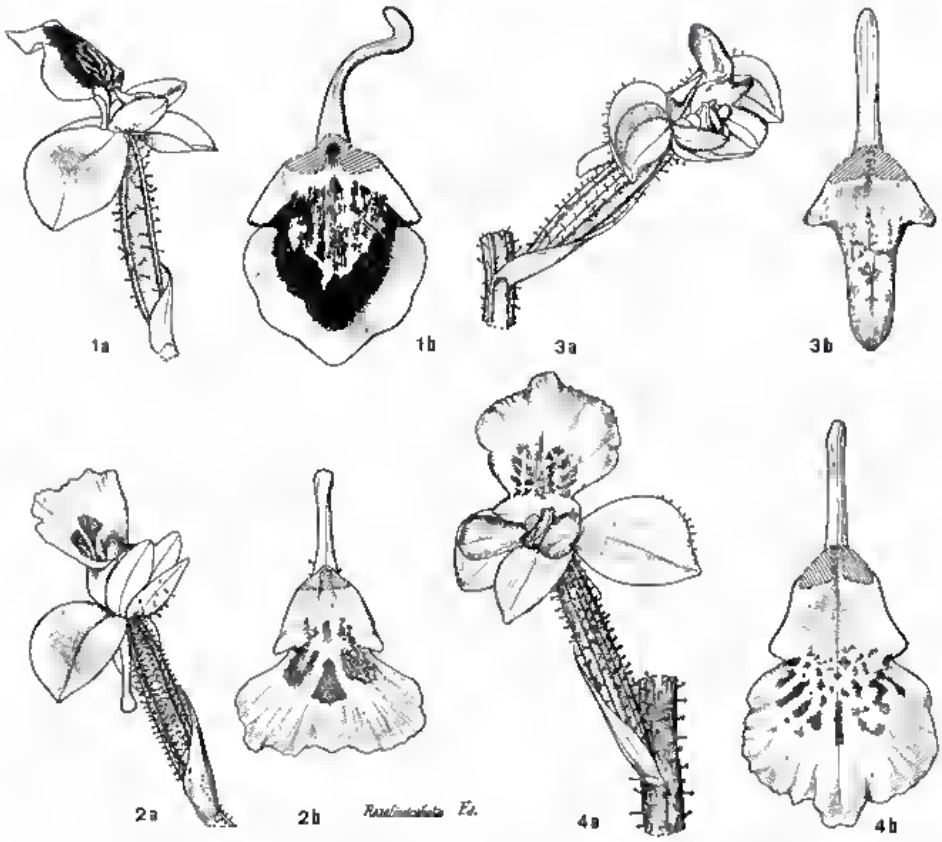
Le n° 4 est une plante beaucoup plus grande que les précédentes, à 2 feuilles dressées, régulièrement et finement tachetées de blanc. Le lobe médian du labelle est arrondi-crénelé, pourvu lui-même d'un court lobe médian tronqué-crénelé. Le pollen est avorté.

La planche 1 représente la fleur et le labelle de ces différentes formes.

Nos examens microscopiques ont plus spécialement porté sur le n° 3 et la majorité des microphotographies se rapportent à cette forme (Pl. 2 et 3, fig. 1 à 5).

La cellule archésporiale atteint une certaine taille, mais elle ne se divise pas et présente très rapidement des signes de dégénérescence. Pendant ce temps 1 ou 2 cellules de l'épiderme nucellaire s'accroissent considérablement de taille et l'on pourrait penser que ce sont les initiales d'embryons adventifs nucellaires comme on l'a déjà constaté chez diverses plantes depuis fort longtemps, parmi elles les *Orchidaceae : Nigritella nigra* Reichb. f. (K. Afzélius), *Zeuxine sulcata* Lindl. (K. N. Seshagiriah, B. G. L. Swamy) et *Cynorkis lilacina* Ridley (Y. Veyret); mais les embryons développés aux dépens de ces initiales ne sont pas orientés comme des embryons nucellaires qui se fixent par leur suspenseur sur l'organe dont ils sont issus. Au contraire c'est leur sommet qui se différencie sur le bord de cet organe; et la polarité de ces embryons est ainsi la même que celle des embryons sexués. En conséquence, nous pensons que les initiales de ces embryons doivent en réalité être considérées comme les initiales de sacs embryonnaires

Source : MNHN, Paris

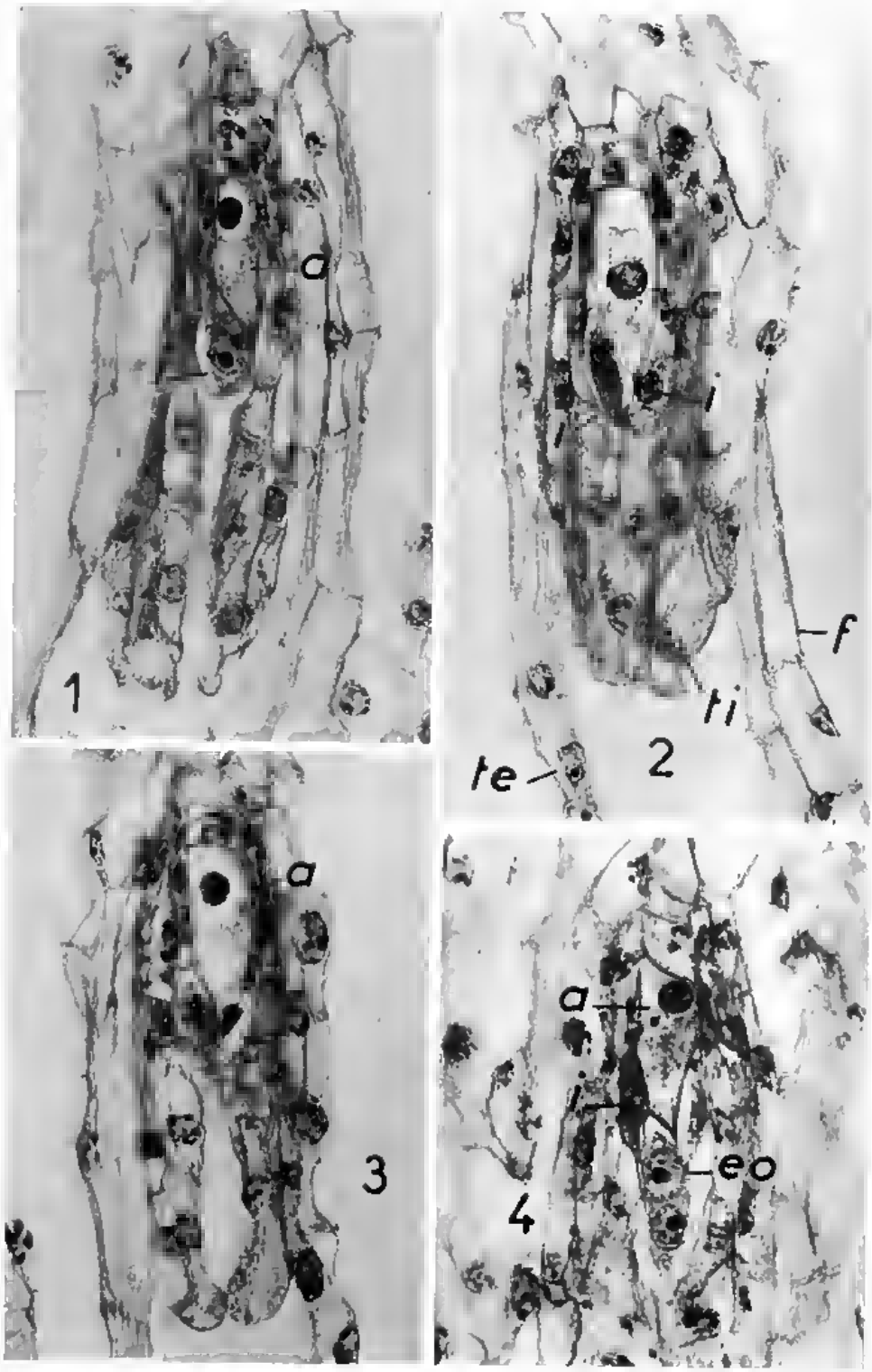


Pl. 1. — C. ridleyi Dur. et Schinz : 1, 2, 3, 4, se rapportent aux formes décrites sous les mêmes numéros (fleur × 2,4; labelle × 3).

somatiques virtuels. Le gamétophyte demeure unicellulaire et participe en totalité à l'édification de l'embryon. L'évolution de cellules somatiques — généralement de la chalaze, parfois du nucelle — en initiales de sacs embryonnaires se produit fréquemment dans les cas d'apogamogonie présentés par les Graminées, les Composées, les Rosacées. Un tel phénomène est très souvent précédé de la dégénérescence de l'archéspore ou de ses produits (dyade ou tétrade), et l'initiale somatique du sac embryonnaire engendre un gamétophyte à 4 ou 8 noyaux suivant les cas. On dit qu'il y a aposporie somatique. Chez le *C. ridleyi* on retrouve la même initiale somatique, mais elle évolue directement en embryon. Nous proposons pour désigner ce phénomène le terme d'embryonie omnisaccale diploïde.

Les microphotographies que nous avons sélectionnées représentent la formation de l'embryon aux dépens d'une cellule de l'épiderme nucellaire, par l'intermédiaire d'un gamétophyte virtuel. A cet effet, aprés l'important accroissement de taille déjà signalé, la premiére segmentation est transversale (fig. 4). La différenciation de l'embryon proprement dit semble

Source : MNHN, Paris



Pl. 2. — **C. ridleyi** Dur. et Schinz : **1-4**, formation d'initiales de gamétophytes virtuels à partir de l'épiderme nucellaire (*a* : archéspore; *eo* : embryon omnisaccal diploïde; *f* : funicule; : initiale; *te* : tégument externe; *ti* : tégument interne). G × 565.

Source : MNHN, Paris

se faire après le stade tétracellulaire par un premier cloisonnement longitudinal de la cellule apicale voisine de l'archéspore (fig. 6). Bien que très fréquemment 2 cellules du nucelle semblent évoluer en initiales de gamétophytes on ne trouve généralement qu'un seul embryon dans la graine et même dans l'ovule; ce qui prouverait qu'une seule des initiales soit normalement fonctionnelle.

Ce phénomène est semblable dans les 4 formes examinées; cependant il peut arriver dans la forme n° 4 que des embryons nucellaires se développent également, soit concurremment avec l'embryon omnisaccal, dans un même ovule, soit isolément.

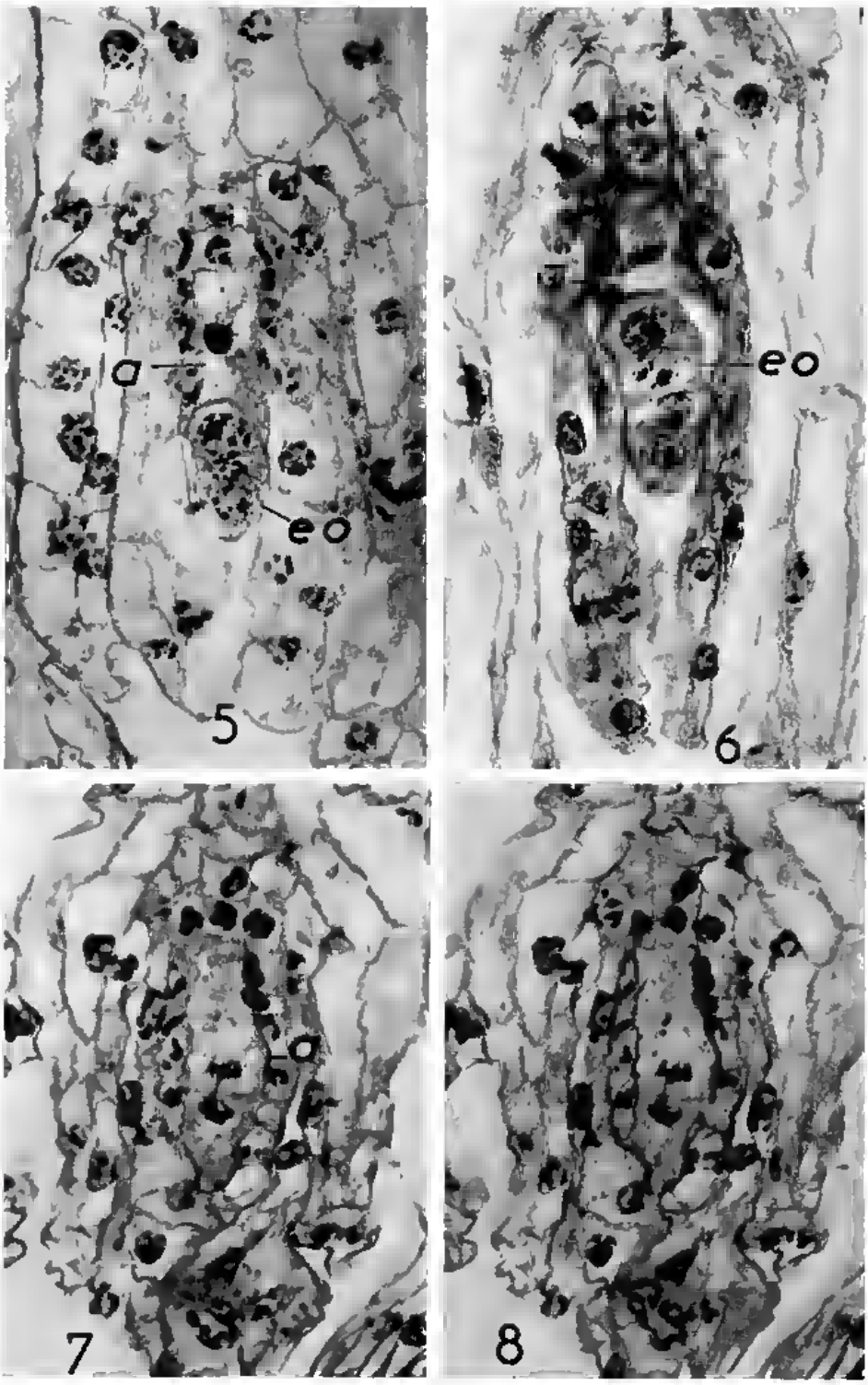
C. ampullacea H. Perr.

La forme du *C. ampullacea* examinée provient d'un lambeau forestier du massif de l'Itremo [1]. Elle diffère du type décrit par H. Perrier de la Bathie par une feuille relativement plus large et des fleurs environ 2 fois plus grandes, morphologiquement un peu différentes. C'est ainsi que le labelle n'est pas courtement trisinué ou trilobulé, mais à lobes bien nets, le lobe central étant plus grand que les lobes latéraux; la présence de glandes pédiculées s'étend, de plus, sur la partie inférieure de la face supérieure du labelle, la base de l'éperon et la face inférieure des sépales. Cette espèce varie dans sa morphologie dans les diverses stations de l'île où nous l'avons rencontrée; chaque variété y fleurit également à une époque de l'année qui lui est propre. La planche 4 représente la fleur et les pièces florales de la forme étudiée.

L'ovule de ce *C. ampullacea* est légèrement ébauché au moment de l'anthèse, c'est-à-dire que l'archéspore est individualisée et que le tégument interne commence à se former. L'ovaire continu de grossir sans qu'il y ait pollinisation; si même on supprime les pollinies les ovules n'en poursuivent pas moins leur développement. Dans le jeune ovule le nucelle est représenté par une rangée axiale comportant en général 4 cellules enveloppées par l'épiderme nucellaire. La dernière cellule de cette rangée sera l'archéspore qui fonctionne directement comme cellule-mère des macrospores. Il semblerait qu'au cours de la méiose de la CMM l'asyndèse soit totale et que la répartition des chromosomes se fasse un peu au hasard, d'une manière assez semblable à ce qui se produit dans certains ovules d'*Antennaria*, d'après les observations de G. L. Stebbins, et où tous, ou la majeure partie des gamétophytes issus des macrospores réduites, périssent. Chez le *C. ampullacea* les chromosomes retardataires sont fréquents et ils peuvent parfois simuler un pont (Pl. 3, fig. 7-8, Pl. 5, fig. 9 et 10); le premier cloisonnement de l'archéspore se produit souvent avant que les chromosomes aient achevé leur migration vers les pôles (Pl. 3, fig. 7-8).

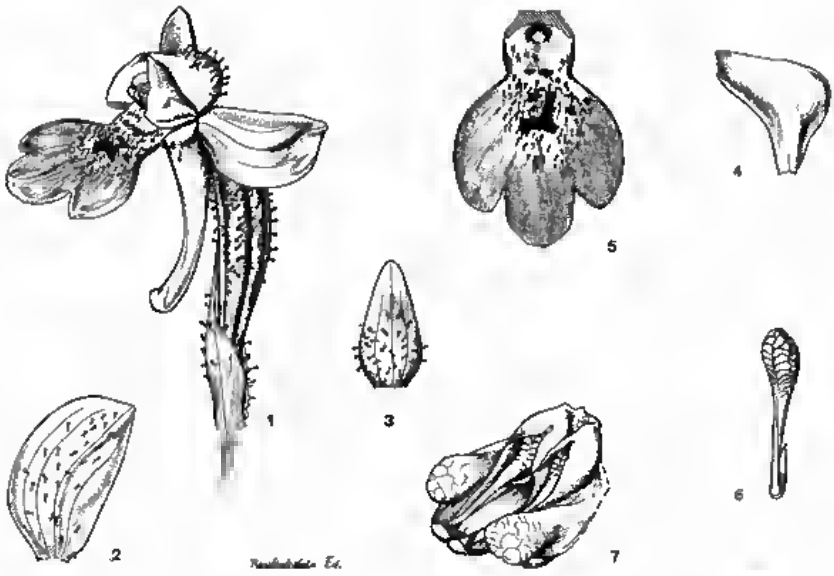
1. Nous remercions nos collègues F. Friedman qui a découvert cette forme du *C. ampullacea* au col d'Itremo et en a récolté des pieds à notre intention, et J. Bosser qui a bien voulu se charger de sa détermination.

Source : MNHN, Paris



Pl. 3. — C. **ridleyi** Dur. et Schinz : **5-6**, développement d'embryons omnisaccaux diploïdes (*eo*). — C. **ampullacea** H. Perr. : **7-8**, microphotographies de la même préparation sur des plans différents représentant un aspect de la méiose de la CMM. G × 565.

Source : MNHN, Paris



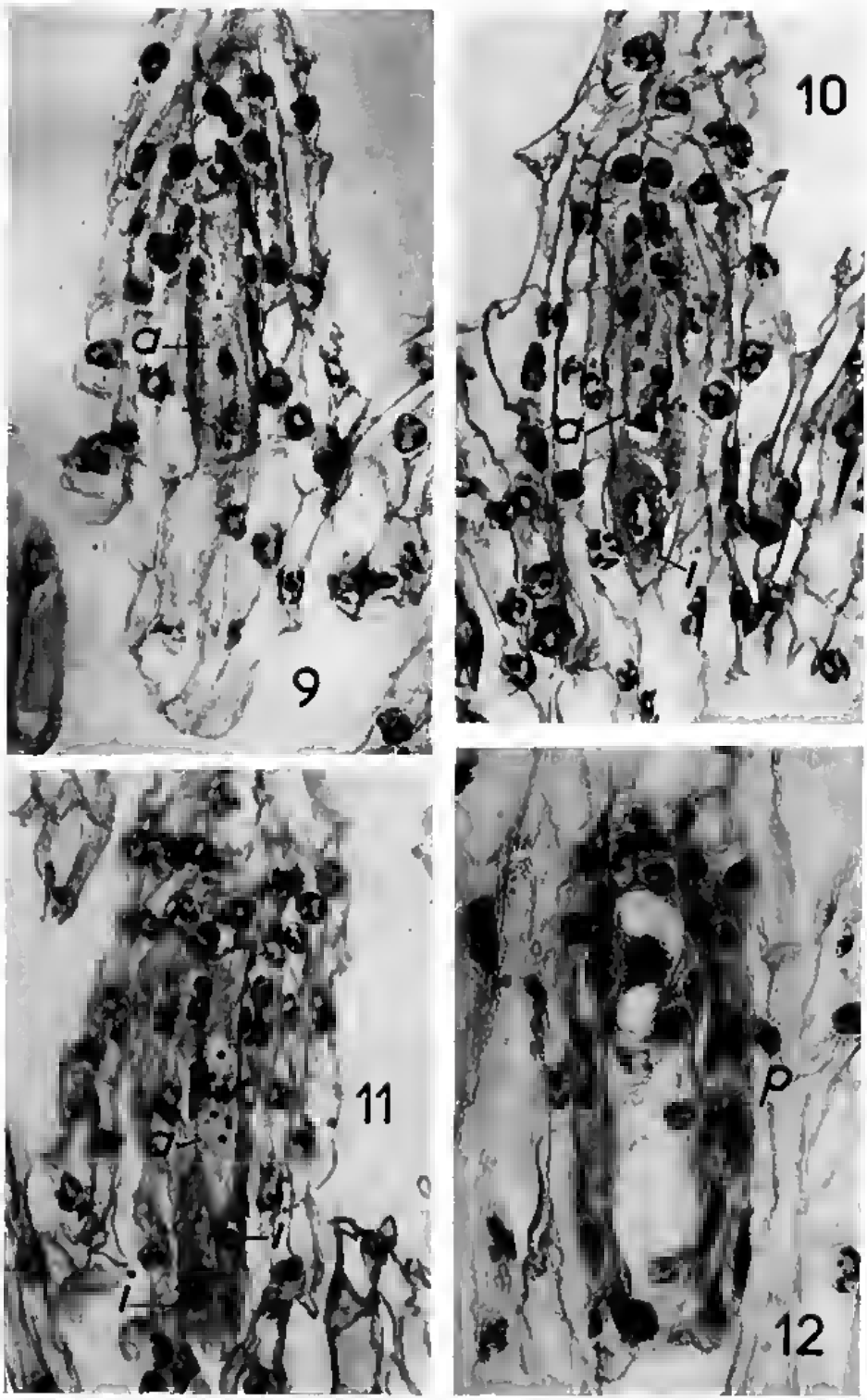
Pl. 4. — C. **ampullacea** H. Perr. : **1**, fleur × 2; **2**, sépale latéral; **3**, sépale médian; **4**, pétale latéral; **5**, labelle × 2,5; **6**, pollinaire; **7**, gynostème × 5.

En fin de première division des chromosomes se trouvent isolés en dehors des noyaux télophasiques (fig. 7 à 10). Nous avons pu compter jusqu'à 60 chromosomes au cours de la première division de l'archéspore, mais nous préférons écrire $2n = ca60$ au cas où quelques-uns de ces chromosomes petits et nombreux auraient échappé à notre observation. L'espèce serait donc tétraploïde par rapport à quelques espèces sexuées où $2n = ca30$.

Le plus souvent une cloison sépare les noyaux engendrés par l'archéspore; ce sont alors de véritables dyades; parfois ces 2 noyaux se disposent chacun à une extrémité de la cellule simulant un sac embryonnaire binucléé (Pl. 6, fig. 13). Par la suite, ces noyaux ne se divisent plus et dégénèrent assez rapidement (Pl. 6, fig. 14 à 16), sauf si l'ovule n'est pas embryonné. Dans ce cas, les produits de l'archéspore peuvent s'accroître d'une manière relativement importante et former une polyade ayant jusqu'à 6 noyaux, en partie cloisonnée (Pl. 5, fig. 12).

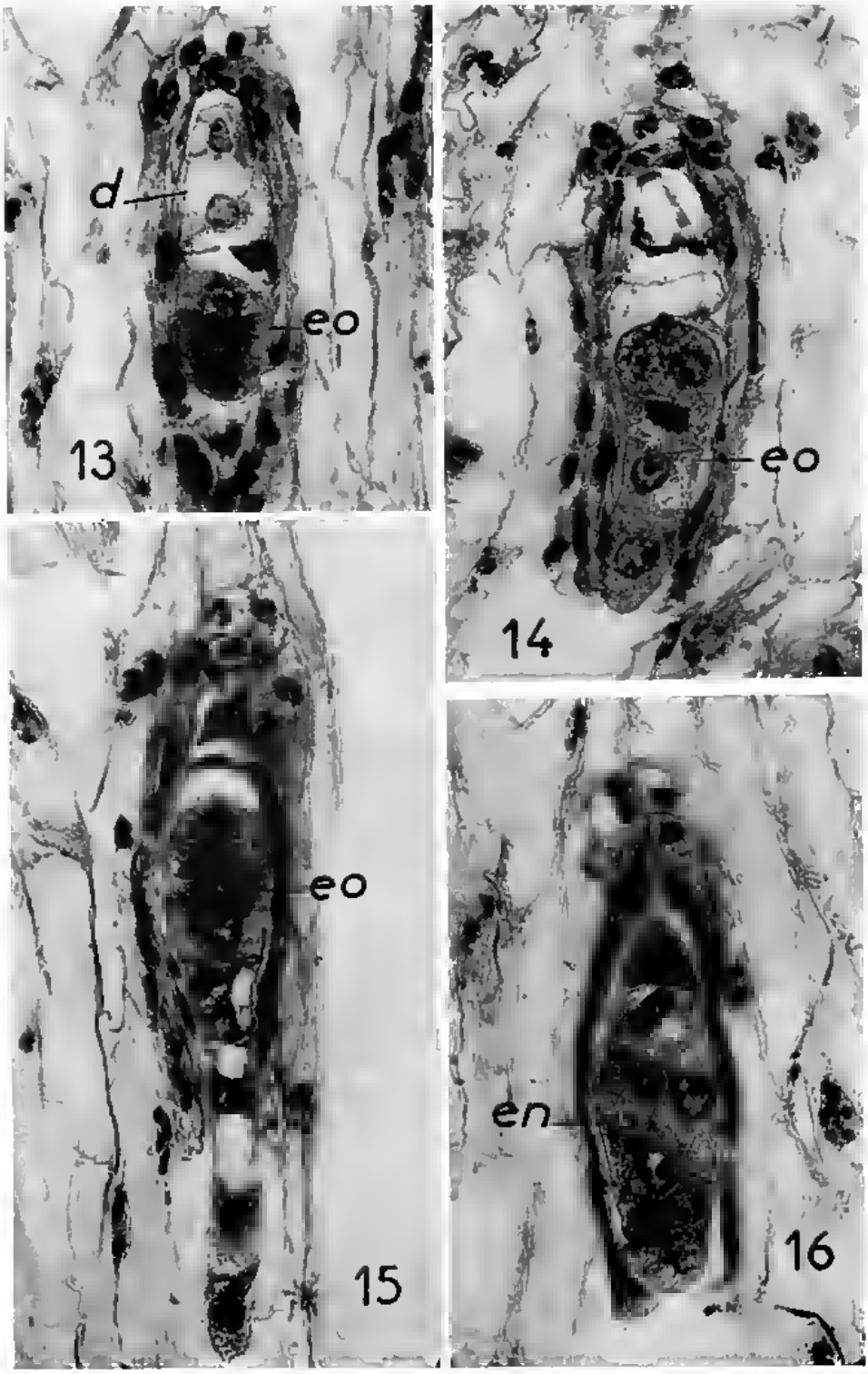
Tous les embryons développés dans les ovules de ce *Cynorkis* le sont à partir d'une cellule nucellaire épidermique qui peut évoluer de deux manières différentes, soit qu'elle se transforme en initiale d'un proembryon adventif nucellaire, soit qu'elle devienne l'initiale d'un gamétophyte virtuel comme nous l'avons déjà décrit plus haut chez le *C. ridleyi*, initiale qui se transforme directement en embryon omnisaccal diploïde. Par la suite les embryons omnisaccaux seront munis d'un suspenseur filamenteux comme dans les embryons sexués des *Ophrydoideae* (Pl. 6, fig. 13 à 15), tandis que les embryons nucellaires auront un aspect plus globuleux avec un court suspenseur passant insensiblement à l'embryon proprement dit (Pl. 6, fig. 16). Il n'est pas toujours aisé de prévoir le devenir d'une initiale, sauf

Source : MNHN, Paris



Pl. 5. — **C. ampullacea** H. Perr. : **9-11**, autres aspects de la mélose de la CMM; en **10** et **11**, formation respective d'une et de deux initiales (*i*) de gamétophytes virtuels; **12**, polyade (*p*). G × 565.

Source : MNHN, Paris



Pl. 6. — **C. ampullacea** H. Perr. : **13-15**, développement d'embryons omnisaccaux diploïdes (*eo*); **16**, embryon nucellaire (*en*); en **13**, l'archéspore a engendré deux cellules dyades (*d*) qui ont dégénéré dans les autres figures, G. × 565.

Source : MNHN, Paris

lorsque sa forme préfigure l'orientation de l'embryon qui en tirera son origine soit directement, soit indirectement. Dans la figure 10 de la Planche 5, l'initiale est sans aucun doute celle d'un gamétophyte virtuel comme le laisse penser sa forme arrondie au sommet et en pointe à son extrémité. Par contre, dans la figure 11 on ne peut encore savoir quel sera le sort des initiales.

Du côté des microspores on peut noter la présence assez fréquente de tétrades aberrantes à plus de 5 noyaux, généralement de 5 à 6, plus rarement 7, de taille irrégulière, certains à l'état de micronoyaux. Les pollinies semblent d'ailleurs peu fonctionnelles; d'autre part, les sécrétions des stigmates sont faibles et lorsqu'on tente la pollinisation peu de pollen y adhère, dont la germination est particulièrement rare et peu vigoureuse.

Hybride présumé C. lilacina × C. ridleyi H. Perr.

Cette plante est l'ancien *Microtheca madagascarica* R. Schlechter. H. Perrier de la Bathie lui a donné ce nouveau statut car il pensait que cet état hybride et cette parenté devaient être attribués à l'ancien *Microtheca* parce que ses fleurs sont « toujours stériles, à anthères avortées » d'une part, et qu'il cohabite avec ses 2 parents présumés en quelques stations d'autre part. Cette plante est, en effet, remarquable par l'avortement de son appareil pollinaire; cependant, il peut arriver que quelques fleurs présentent une pollinie plus ou moins bien développée. Un si faible pourcentage de pollen serait insuffisant pour assurer une fertilisation régulière et pourtant le *Microtheca* fructifie régulièrement et abondamment.

Les plantes qui ont fait l'objet de nos observations embryologiques proviennent d'un sous-bois clair d'Eucalyptus situé en bordure du chemin qui relie la RN 2 à Ambatomena, à 30 km environ de Tananarive. Parmi les fleurs d'une dizaine de pieds examinés aucune ne présentait de pollinies et les examens microscopiques ont montré, ou mieux confirmé notre opinion que cette espèce était apomictique. Elle l'est, de plus, et forcément, d'une manière autonome et absolue.

L'apomixie se présente soit sous forme d'embryonie adventive nucellaire, soit sous forme d'embryonie omnisaccale diploïde, celle-ci paraissant plus fréquente que la première. Les embryons ainsi formés suppléent au manque de fonctionnement des spores. En effet, l'archéspore, provenant directement d'une cellule nucellaire sous-épidermique (Pl. 7, fig. 17), n'engendre jamais plus de 2 cellules dyades (Pl. 7, fig. 20) dont aucune ne sera à l'origine d'un gamétophyte femelle, et qui dégénéreront avant la fin de l'embryogenèse. Ici aussi l'avenir des initiales est parfois difficile à prévoir, par exemple pour celles des figures 18 et 22 des planches respectives 7 et 8. Par contre, dans la figure 20 (Pl. 7), l'embryon unicellulaire est indiscutablement nucellaire et dans la figure 19 (Pl. 7) les initiales paraissent être celles de gamétophytes virtuels avec leur extrémité distale en pointe. Dans un même ovule les deux sortes d'initiales peuvent se former puisque l'on peut y rencontrer les deux formes d'embryons; en effet dans la figure 26 (Pl. 8), on peut voir un embryon adventif nucellaire et un embryon omnisaccal diploïde opposés par leur sommet.

Source : MNHN, Paris

Quant à l'origine de cette plante, si elle est de nature hybride, elle ne peut l'être entre les espèces présumées par H. Perrier de la Bathie, puisque toutes les formes des *C. ridleyi* et *C. lilacina* que nous avons eu l'occasion d'examiner se sont révélées être apomictiques autonomes absolues et que l'apomixie paraît donc caractéristique de ces espèces. Comme tous les autres *Cynorkis* apomictiques elle nous paraît devoir mériter un nom d'espèce qui lui soit propre; son ancien nom devrait lui être restitué ou plus probablement une combinaison faisant état de ses autres dénominations [1] lui être attribuée.

Chez tous ces *Cynorkis* apomictiques : *C. ridleyi*, *C. ampullacea*, l'hybride présumé *C. lilacina* × *C. ridleyi*, la sexualité est très dégradée puisque nous avons constaté des anomalies polliniques ou l'avortement du pollen, et une gamétogenèse femelle anormale par la méiose de l'archéspore, tout au moins chez le *C. ampullacea*, et incomplète puisque le sac embryonnaire n'est jamais formé, la CMM ne dépassant généralement pas le stade dyade.

Chez le *C. lilacina* nous avions vu, il y a quelques années, que la sexualité était légèrement moins dégradée puisqu'il peut se former 4 spores femelles ou un sac embryonnaire bien que celui-ci atteigne rarement le stade trinucléé. Cependant, nous ignorons la nature de la première division de l'archéspore. Chez tous les *Cynorkis* apomictiques, en plus des embryons adventifs nucellaires, on trouve soit des embryons sporiques, c'est-à-dire formés aux dépens d'éléments issus de l'archéspore, chez le *C. lilacina*, soit omnisaccaux diploïdes chez les autres connus à ce jour. La présence des embryons sporiques pourrait, peut-être, être en rapport avec cet état moins dégradé de la sexualité du *C. lilacina*.

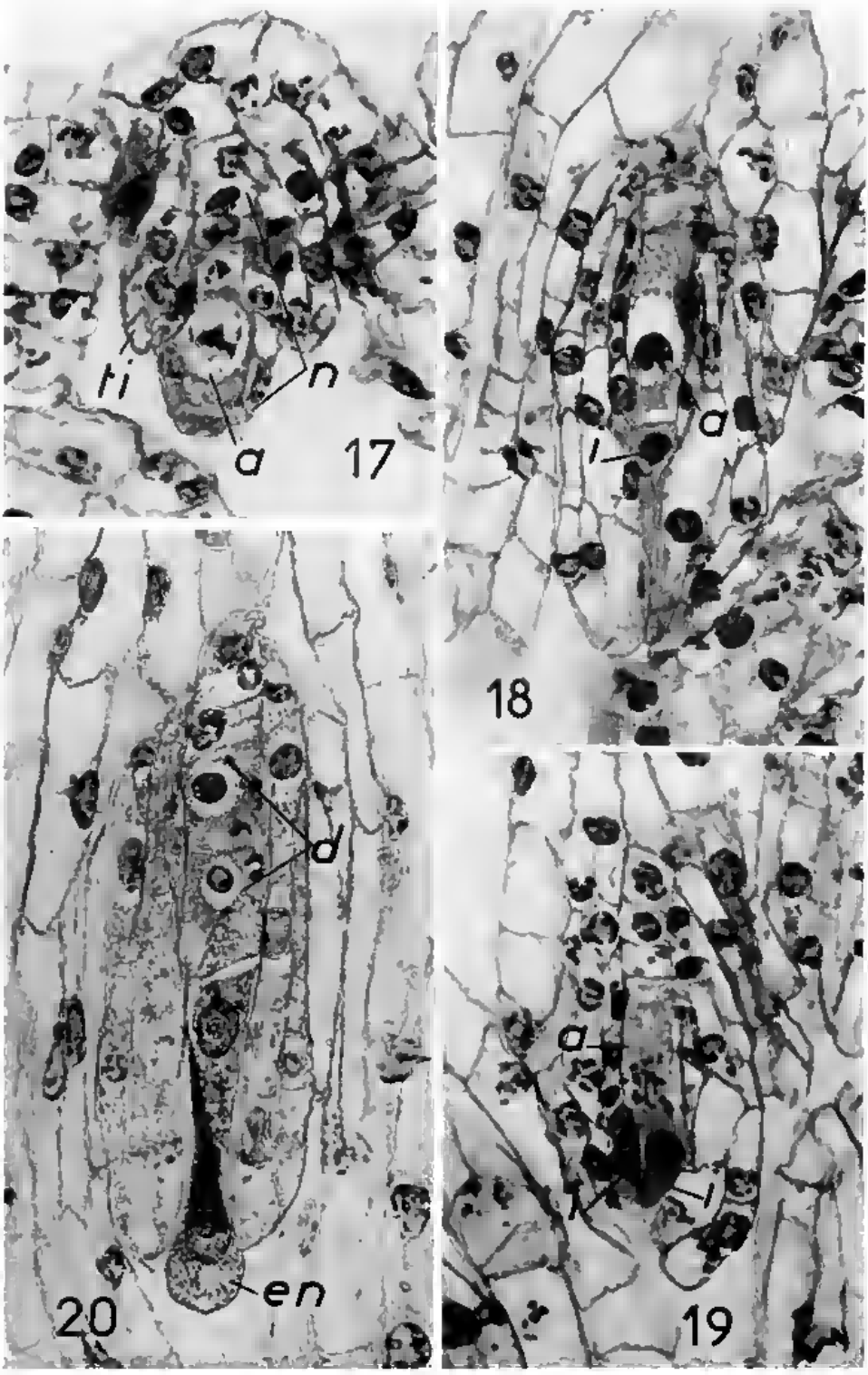
Néanmoins il y a de fortes présomptions pour que le *C. lilacina* comme les autres *Cynorkis* apomictiques soit de nature hybride comme peuvent le suggérer les anomalies dans les gamétogenèses ou l'état du pollen et le devenir de l'archéspore.

Si donc nous supposons une origine hybride pour ces *Cynorkis* la variation morphologique interspécifique qu'ils présentent — il ne s'agit pas de microformes écologiques — peut s'expliquer par ce phénomène d'hybridation où plusieurs espèces ont pu intervenir et se recroiser. Il n'est pas improbable aussi que les espèces aient varié avant de se croiser comme pourrait le laisser penser la présence de diverses formes chez des espèces sexuées comme les *C. fastigiata* Thou. ou *C. angustipetala* Ridley.

Hybridité et polyploïdie semblent donc dans le cas des *Cynorkis* être les facteurs favorables à l'induction de leur état apomictique. Si l'hybridité a favorisé le rassemblement des gènes nécessaires à l'apparition de ce phénomène, la polyploïdie a pu modifier la physiologie de l'ovule si bien que l'action première du pollen qui, chez les *Orchidaceae*, est celle d'un stimulus auxinique indispensable pour parfaire le développement de l'ovule, est ici inutile.

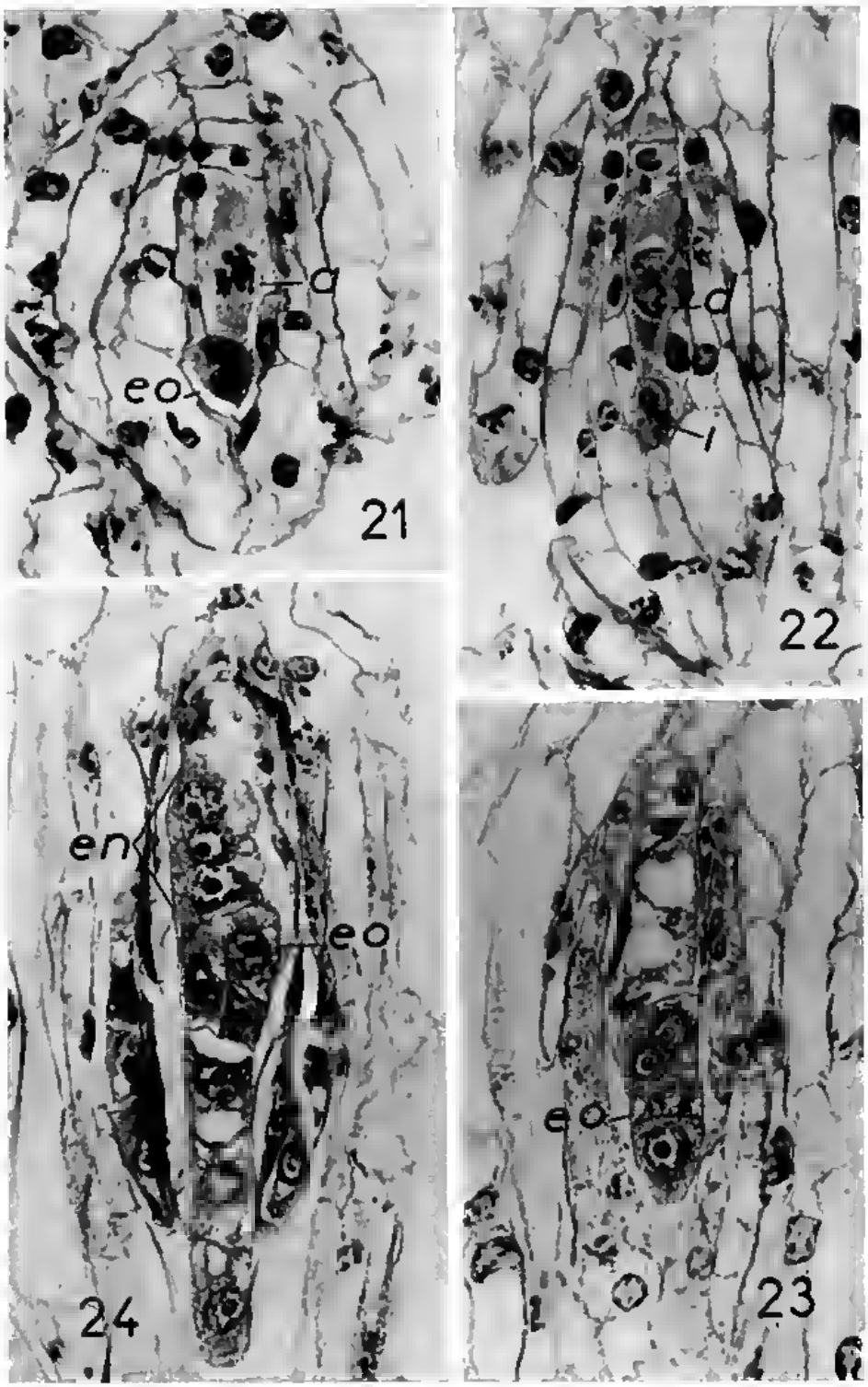
1. J. Bosser pense que cette espèce existe aussi à la Réunion où elle est connue sous le nom d'*Acrostylia paradoxa* Frapp., lequel est l'ancien *Hemiperis fissirostris* Frapp. Mais ceci a besoin d'être confirmé.

Source : MNHN, Paris



Pl. 7. — Hybride présumé C. lilacina × C. ridleyi H. Perr. : **17**, jeune ovule (*a* : archéspore; *n* : nucelle; *ti* : tégument interne); **18**, ovule un peu plus âgé dans lequel une cellule de l'épiderme nucellaire commence à se différencier en initiale d'embryon (*i*) ou de gamétophyte virtuel; **19**, deux initiales (*i*) bien développées et méiose de la CMM; **20**, l'archéspore a formé les dyades (*d*); bon développement d'un embryon nucellaire unicellulaire (*en*); entre la dyade inférieure et l'embryon nucellaire on distingue un autre embryon dont l'origine ne peut être précisée. G × 565.

Source : MNHN, Paris



Pl. 8. — Hybride présumé C. lilacina × C. ridleyi H. Perr. : 21, méiose de la CMM et embryon bicellulaire omnisaccal diploïde (*eo*); 22, formation des dyades (*d*); 23, embryon omni saccal diploïde (*eo*) et dyade présentant des signes de dégénérescence; 24, ovule avec deux embryons, l'un nucellaire (*en*), l'autre omnisaccal diploïde (*eo*). G × 565.

Source : MNHN, Paris

BIBLIOGRAPHIE

AFZELIUS, K. — Die Embryobildung bei *Nigritella nigra;* Svensk Bot. Tidskr. **22**, 1-2 : 82-91 (1928).

GUSTAFSON, Å. — Apomixis in higher plants Part I. The mecanism of apomixis; Lunds Univ. Årsskrift. NF2, **42**, 3 : 3-66 (1946).

PERRIER DE LA BÂTHIE, H. — in H. HUMBERT, Flore de Madagascar, 49e famille, Orchidées, **1** (1939).

SCHLECHTER, R. — Systematischer Teil; Fedde Repert. **33** : 76-78 (1925).

SESHAGIRIAH, K. N. — Morphological studies in *Orchidaceae;* I. *Zeuxine sulcata* Lindley, J. Indian bot Soc. **20** : 357-365 (1941).

STEBBINS, G. L. — Cytology of *Antennaria.* II. Parthenogenetic species, Bot. Gaz. **94** : 322-344 (1932) (d'après GUSTAFSON, 1946).

SWAMY, B. G. L. — The embryology of *Zeuxine sulcata* Lindl., New Phytol. **45**, 1 : 132-136 (1946).

VEYRET, Y. — L'apomixie chez le *Cynosorchis lilacina* Ridley (Orchidacées), C. R. Acad. Sci., sér. D, **265** : 1713-1716 (1967).

Centre O.R.S.T.O.M. de Tananarive
et Institut de Botanique, 91405-ORSAY.

Source : MNHN, Paris

ADANSONIA, ser. 2, 12 (3) : 403-408. 1972.

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DES CROTON MALGACHES A GRANDES FEUILLES ARGENTÉES

par J. LEANDRI

RÉSUMÉ : Le matériel ancien de ce groupe étant souvent incomplet, l'auteur tente de préciser les caractères des espèces et des variétés.

SUMMARY : The species of this group were based on poor material; the author tries to bring more complete particulars.

Les *Croton* malgaches se divisent en espèces à feuilles tri-quintuplinerves et espèces penninerves. Les secondes ont parfois à la face inférieure de leurs feuilles, outre des poils étoilés, d'autres poils, écailleux, qui lui donnent un aspect brillant.

C'est cet éclat plus ou moins métallique qui devient plus prononcé chez les espèces dont nous nous occupons ici. Ces dernières sont caractérisées aussi par des feuilles de grande taille, des épis ou des grappes de fleurs ordinairement bisexués, longs, dépassant la moitié de la longueur des feuilles. Sur ces dernières, quand elles sont plus âgées, on voit sur la face inférieure, outre le revêtement argenté ou doré, des points dorés ou ferrugineux résultant de la coloration secondaire de quelques-unes des plus grandes écailles.

Ce groupe comprend deux espèces à feuilles alternes, l'une à grappes longues, l'autre à grappes plus courtes. Les autres ont les feuilles opposées à l'état jeune, mais devenant souvent alternes quand les ramilles s'allongent.

Les *Croton* malgaches à grandes feuilles argentées ne forment pas un ensemble homogène. Les deux espèces les mieux connues, les *C. argyrodaphne* et *C. chrysodaphne*, ont des fruits très différents qui ne permettent pas de les considérer comme voisines. Le *C. lepidota* de Maroantsetra semble se rattacher au *C. chrysodaphne*, dont il pourrait n'être qu'une variété à fleurs ♂ doubles et à grappes courtes. Le *C. humblotii* des Comores, le *C. trichotoma* de la forêt littorale orientale, et le *C. vernicosa*, qui est probablement du domaine du Centre, ne semblent proches d'aucun des cinq autres.

Par contre, le *C. argyrodaphne* est certainement voisin du *C. greveana* de l'Ouest, dont les fruits sont très semblables, bien que ses feuilles noircissent facilement sur le sec et ne soient pas toujours couvertes entièrement par les écailles argentées à la face inférieure.

Source : MNHN, Paris

D'autres espèces s'écartent davantage du groupe étudié ici, par leurs feuilles ou bien beaucoup plus petites, ou bien couvertes d'un revêtement entremêlé de poils étoilés à la face inférieure, ou par leur limbe plus nettement ovale.

Croton argyrodaphne H. Baill.

Adansonia, sér, **1**, **1** : 146 (1860); MÜLL. ARG. in DC., Prodr. **15**, 2 : 565 (1868); J. LEAND., Ann. Mus. Col. Marseille **5**, 7 : 43 (1939).

Nous préférons choisir comme type le spécimen *Richard 218*. En effet, le spécimen de *Du Petit-Thouars*, cité en première place par BAILLON à cause de l'antériorité de sa récolte, diffère un peu du reste du matériel et ne porte pas d'indication précise de provenance.

Divers spécimens incomplets indiquent que cette espèce doit se rencontrer dans le Nord, le Nord-Ouest et l'Est de Madagascar.

Var. **boinensis** J. Leand., *var. nov.*

Folia typo minora, ad basin leviter latiora, acumine multo minus tenui; nervis secundariis 25-30 jugis; margine levissime revoluta; petiolo fere 1/3 laminae longo (3-5 cm × 2-3 mm, lamina 14-18 × 5-6 cm).

TYPE : *L. P. Schmitt 515*, Ampalony (Majunga), 9-VIII-1971 (holo-, P). Nom vernaculaire : Lazalaza be.

AUTRE SPÉCIMEN : *L. P. Schmitt 593*, Ankarafantsika, 24-VIII-1971. Vernaculaire : Lazalaza.

Cette variété diffère de la var. *occidentalis* J. Leand. (Ann. Mus. Col. Marseille 5, 7 : 44 (1939)), qui se rencontre au Cap Saint-André et plus au Sud, par son limbe plus long et proportionnellement moins large.

Var. **orientalis** J. Leand., *var. nov.*

A typo differt foliis ad basin laminae cuneatis, acumine multo minus tenui. Nervi secundarii 18-20 jugi; margo subrevoluta; pet olus 3,5-4 cm longus; lamina 15-20 × ± 5 cm.

TYPE : Madagascar, Service de Conservation des Bois *19160 S.F.*
Intendro, près de Fénérive, Est. Fl. et jeunes fr. 9-VII-1958. Vernaculaire : Lazalaza.

Croton greveana (« Greveanus ») H. Baill.

Bull. Soc Linn. Paris : 849 (1890); ic. in GRANDIDIER, Hist. Madag., Pl., Atlas 2 : 157 (1890); J. LEAND., Ann. Mus. Col. Marseille 5 : 45 (1939).

Source : MNHN, Paris

TYPE : Madagascar, *Grevé 239*. Ouest (Ménabé), Bekopaka, rivière de Morondava.

Fleurs et fruits à la saison des pluies.

Var. **borealis** J. Leand., loc. cit.

Feuilles plus grandes; sépales ♀ dressés, puis persistants; loges de l'ovaire mieux marquées.

TYPE : *Perrier de la Bâthie 9798*.

L'épithète *borealis* n'a peut-être pas été heureusement choisie : en effet, le « bois rocailleux calcaire de Kamakama » n'est peut-être pas situé dans l'Ankara de Diego, mais entre Maevatanana et Ankazobe.

D'autres variétés, représentées par des spécimens incomplets, semblent indiquer que l'espèce s'étend à la partie Sud du domaine du Centre.

Croton chrysodaphne H. Baill.

Adansonia, sér. 1, **1** : 147 (1860); MÜLL. ARG. in DC, Prodr. **15**, 2 : 515 (1868); J. LEAND., loc. cit. : 52.

Il est nécessaire de désigner le type de cette espèce, et de le choisir dans la région orientale. En effet, le spécimen de Majunga récolté par BOJER est plus pauvre et pourrait bien appartenir à une autre espèce, plus voisine du *C. argyrodaphne* que du *C. chrysodaphne* de la région de Tamatave. Ses glandes pétiolaires sont moins marquées, la base du limbe et l'acumen sont plus effilés, les nervures secondaires davantage à angle droit; il ne rappelle la plante de Tamatave que par la présence de poils écailleux bruns, qui peuvent exister aussi, bien que moins fortement colorés, chez le *C. argyrodaphne*.

Quant à la plante récoltés par DU PETIT-THOUARS et citée aussi par BAILLON, rien n'assure qu'elle provienne de Foulpointe, où DU PETIT-THOUARS a séjourné quelque temps. Il est possible qu'elle provienne de l'extrême Sud-Est, où il a été aussi. Il paraît vraisemblable que c'est une variété ou une espèce distincte, qui se distingue par ses feuilles plus petites, le nombre de ses nervures secondaires moitié moindre et ses glandes pétiolaires plus saillantes.

Nous considérons donc comme type du *C. chrysodaphne* le spécimen récolté par CHAPELIER près de Tamatave, et nommé par ce collecteur *Monguia lanceolata* (in sched.). Il donne pour nom vernaculaire : Zalazala, mais en donnant aussi Lazalaza en lettres plus petites. C'est la description manuscrite assez précise de CHAPELIER qui a le plus aidé BAILLON à établir sa propre diagnose de l'espèce. En effet, le spécimen dans son état actuel est très incomplet.

Source : MNHN, Paris

Croton lepidota (« lepitotus ») Aug. DC.

Bull. Herb. Boiss. **2**, **1** : 565 (1901); J. LEAND., Ann. Mus. Col. Marseille **5**, 7 : 49 (1939).

TYPE : *Mocquerys 274*. Madagascar, Est, forêt près de Maroantsetra.

Croton vernicosa (« vernicosus ») J. G. Bak.

Journ. Linn. Soc. Lond. : 519 (1887); H. BAILL., Bull. Soc. Linn. Paris : 860 (1890); J. LEAND., Ann. Mus. Col. Marseille **5**, 7 : 51 (1939).
— *C. sclerodorum* H. BAILL., loc. cit. : 968.

TYPE : *Baron 4735 (4935?)*. Madagascar, Centre. Le « Compendium » de Baron indique : « Nord de l'Imerina », et par ailleurs : « S-E de Madagascar ».

Le type du *Croton sclerodorum*, qui est pourtant la même espèce, aurait été récolté dans l'Ouest, à Ankavandra, et les récoltes modernes paraissent provenir de localités plus méridionales.

Croton nobilis (« nobile ») H. Baill.

Adansonia, sér. 1, **1** : 148 (1860); MÜLL. ARG. in DC, Prodr. **15**, 2 : 565 (1868); J. LEAND., Ann. Mus. Col. Marseille **5**, 7 : 48 (1939).

Var. **nobilis**

TYPE : *Du Petit-Thouars s.n.*, Madagascar (peut-être environs de Foulpointe).

Il n'y a pas de récoltes récentes qu'on puisse attribuer avec sûreté à cette forme typique.

Var. **delphinensis** J. Leand., loc. cit.

Feuilles plus courtes et larges (13 × 7 cm).

TYPE : *H. Humbert et C. F. Swingle 5742*, forêt de Manantantely, près de Fort-Dauphin.

Ce taxon présente des boutons ♂ anguleux, à cause des sépales valvaires un peu révolutés. Ce caractère n'a pas été observé sur les boutons très jeunes du type de l'espèce, qui est incomplet. Le rattachement à cette espèce n'est pas absolument sûr.

Source : MNHN, Paris

Croton humblotii H. Baill.

Bull. Soc. Linn. Paris 846 (1890); J. LEAND., loc. cit. : 44.

TYPE : *Humblot 298 (1298)*. Comores (probablement Mayotte d'après les indications du catalogue de HUMBLOT).

Var. **anjuanensis** J. Leand., loc. cit.

TYPE : *Lavanchie* (ou Lavanchy) *s.n.* Arbuste de la forêt d'Anjouan, à feuilles plus petites que le type de la var. *humblotii* (12 × 4 cm), à pédicelles ♀ plus longs (5 mm).

Croton trichotoma (« trichotomus ») Geisel.

Crot. Monogr. : 50 (1807); MÜLL. ARG. in DC., Prodr. 15, 2 : 571 (1968); J. LEAND., Ann. Mus. Col. Marseille 5, 7 : 49 (1939).
— *C. pulchellus* H. BAILL., Adansonia, sér, 1, 1 : 161 (1860).

TYPE : *Commerson* in herb. Lamarck. Madagascar, domaine de l'Est. Vernaculaire : Fotsy avadika (« blanc quand on le tourne »).

On peut reconnaître ces espèces de la façon suivante :

1. Ovaire et jeune fruit ± atténués-prolongés, subsessiles. Glandes du sommet du pétiole peu visibles. Feuilles alternes à une vingtaine de nervures de chaque côté. Environ 10 étamines.
   2. Acumen très effilé. Pétiole de 4 cm environ. Limbe argenté, pouvant devenir tardivement piqueté-doré, ne noircissant pas sur le sec. 1. *C. argyrodaphne* H. Baill.
   2'. Limbe légèrement ovale, atténué-aigu. Pétiole atteignant 2 cm. Limbe à reflet verdâtre dessous, noircissant dessus sur le sec. 2. *C. greveana* H. Baill.
1'. Ovaire et jeune fruit non atténués-prolongés. Acumen obtus ou peu marqué. Feuilles opposées au début.
   3. Feuilles à 18-40 nervures de chaque côté. Acumen obtus au sommet. Ovaire et jeune fruit sphériques sur un pédicelle de 1-2 cm.
      4. Grappes pendantes atteignant 20 cm. Pétales 5 à la fleur ♂. Environ 15 étamines. 3. *C. chrysodaphne* H. Baill.
      4'. Grappes dressées de 4-8 cm.
         5. Étamines 20-30. Limbe moitié aussi large que long. Fleur ♂ à 10 pétales. Bouton ♂ globuleux. Corolle ♀ rudimentaire. Style à branches robustes arrondies. 4. *C. lepidota* Aug. DC.
         5'. Étamines 15. Corolle ♀ bien développée. Limbe presque 5 fois plus long que large. Nervures 30-40 de chaque côté de la côte principale. 5. *C. vernicosa* J. G. Bak.
   3'. Feuilles à 10-15 nervures de chaque côté.
      6. Limbe de 15-20 × 3-6 cm.
         7. Feuilles à 12-15 nervures de chaque côté; presque perpendiculaires à la côte principale, anastomosées à 2-3 mm de la marge; limbe de 15-20 × 5-8 cm, elliptique-aigu à ovale-lancéolé; acumen peu marqué, un peu obtus au sommet. Pétiole atteignant 6 cm. Boutons ♂ parfois (var.) anguleux. Étamines 20-30. 6. *C. nobilis* H. Baill.

Source : MNHN, Paris

7'. Feuilles à 10 nervures environ de chaque côté, un peu obliques et un peu arquées, non anastomosées. Limbe ne paraissant pas dépasser 15 × 5 cm. Étamines 10. Boutons ♂ globuleux-déprimés. Ovaire sphérique à styles 2 fois bifurqués, plus longs que l'ovaire. Pédicelle ♀ court (atteignant 5 mm dans la var. *anjuanensis*).

7. *C. humblotii* H. Baill.

6'. Limbe de 10 × 2,6 cm environ. 15 nervures environ de chaque côté, presque à angle droit, anastomosées à 2-3 mm de la marge. Pétiole de longueur variable (2-30 mm). Glandes pétiolaires très petites. 12-15 étamines.

8. *C. trichotoma* Geisel.

Laboratoire de Phanérogamie
Muséum - Paris.

Source : MNHN, Paris

ADANSONIA, ser. 2, 12 (3) : 409-420. 1972.

ON THE GENUS *PANDANUS (PANDANACEAE)* IN NEW CALEDONIA

par Benjamin C. STONE

ABSTRACT : A preliminary list of species, subsections, and sections in *Pandanus* of New Caledonia is presented. Two new species, four new sections, and two new subsections are described. Seventeen species are admitted, and the probable existence of several as yet undescribed is indicated.

***

Field work in New Caledonia during July and August 1971, was made possible through the cooperation of O.R.S.T.O.M. For his cordial assistance both in the field and in the herbarium I am particularly indebted to M. Maurice SCHMID, director of the Centre « O.R.S.T.O.M. » Noumea. Also I thank M. J. VEILLON for a brief discussion of collecting sites, M. Guy VERLIERE of O.R.S.T.O.M. for his companionship in the field, Forest Officer Ernest AJAPUHNYA for field assistance, M. CORBASSON, Forest Service, and H. S. MCKEE, Forest Service, for helpful correspondence before my visit.

The *Pandanaceae* of New Caledonia have not been revised for many years, although GUILLAUMIN in his Flore Analytique et Synoptique de la Nouvelle-Calédonie (1948) presented a key to the species. The last work of much significance was that by A. BRONGNIART (1875), although one new species (*P. mckeei*) was published by ST. JOHN (1967) recently. Including this, the total number of species of *Pandanus* recognized in New Caledonia is 18, but among them are four which are so incompletely known that they are extremely doubtful, and at least a few synonyms. In the ORSTOM Herbarium (NOU) there are numerous recent collections made over the past few years by the staff of that organization and other collectors. Among these specimens several are clearly undescribed species. Some of these have manuscript (unpublished) names as a result of being studied by Prof. H. ST. JOHN, of the B.P. Bishop Museum, Honolulu. Apart from these are some which were still unnamed and unclassified at the time of my visit. Two such species are herein described.

BRONGNIART's pioneer study (1875) recognized two genera within what is now generally considered the single large genus *Pandanus*. He based his genus *Barrotia* on the concepts of Ch. GAUDICHAUD, but modified GAUDICHAUD's intent by incorporating several New Caledonian plants,

Source : MNHN, Paris

evidently unknown to, or at least not included by GAUDICHAUD. BRONGNIART also accepted the genus *Bryantia* Webb in Gaudich. and extended it to include two New Caledonian species. These two genera, in BRONGNIART's sense, cannot be maintained, but are useful at the sectional level. These, as well as some new infrageneric taxe, are discussed below.

PANDANUS

1. Sect. LOPHOSTIGMA (Brongn.) Warb.

The species pertaining to this section, from New Caledonia, are: *P. viscidus*, *P. oblongus*, *P. clandestinus* sp. nov., and *P. verecundus* sp. nov. Three other species, *P. aragoensis*, *P. sphaerocephalus*, and *P. serpentinicus*, also belong here but form a subsection of their own described below.

Subsect. *LOPHOSTIGMA*

1. **Pandanus viscidus** (Brongn.) Solms

Linnaea **42** : 54 (1878).
— *P. viscidus* PANCHER MS in herb., nom. nud. ex BRONGNIART, Ann. Sci. Nat., ser. 6, **1** : 287 (1875); nom. nud. ex BALF. f., J. Linn. Soc. Bot. **17** : 65 (1878). (July 31).
— *Bryantia* (*Lophostigma*) *viscida* BRONGN., loc. cit. (1875).

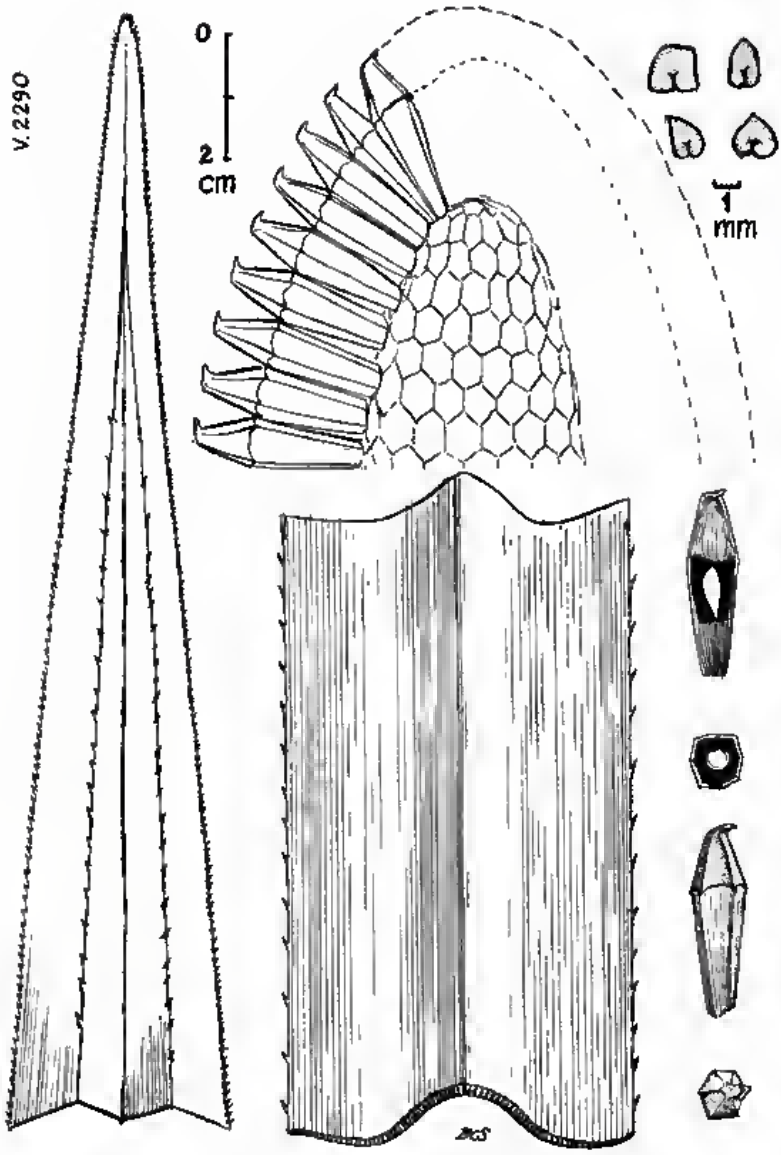
This is selected as lectotype of Sect. *Lophostigma*.

There is a difficulty in ascertaining the correct authority for the binomial. SOLMS explicitly made a combination under the generic name *Pandanus*, so I have cited SOLMS as author of the combination. However, BALFOUR fil. also published the name as " 53. *P. viscidus* Panch. in herb. " and cited BRONGNIART's paper. BALFOUR's publication is dated 31st July, 1878; SOLMS' paper is mentioned by BALFOUR, who gives at the end of his paper a Postscript, dated April 1878, in which he states: " Since the foregoing list was laid before the Society, Count Sohlms (sic) Laubach has published (Linnaea xlii.1.February 1878) his " Monographia Pandanacearum ". This appears to give the date of priority to Solms, although on the title-page the 42nd volume of Linnea reads " Berlin 1878 u. 1879 ". In any case, BALFOUR fil. did not explicitly make a new combination but merely cited PANCHER's unpublished name under *Pandanus*. Therefore it seems fairly clear that SOLMS is author of the transfer of the epithet which first was published by BRONGNIART under *Bryantia*.

2. **Pandanus oblongus** (Brongn.) Solms

Linnaea **42** : 55 (1878).
— *Bryantia* (*Lophostigma*) *oblonga* BRONGN., Ann. Sci. Nat., ser. 6, 1 : 288 (1875).
— *P. minda* PANCH. in herb.; non VIEILLARD, in Pl. ul. Nouv.-Caled. **24**, (*fide* BRONGNIART).

Source : MNHN, Paris



Pl. 1. — **Pandanus clandestinus** B. C. Stone : Leaf apex, adaxial surface (left); leaf segment from)midregion of leaf, abaxial surface (lower centre); portion of cephalium apex, some drupes removed, to show apex of receptacle with polygonal scars (upper centre); drupes in profile, longitudinal section, transverse section through endocarp, and top view (lower right); diversity of stigma shapes (upper right). (After holotype.)

Source : MNHN, Paris

The same reasoning as followed in the discussion above appears to disclose SOLMS as the correct author of the combination of this epithet under *Pandanus*, although he uses the form " *P. oblongus* Brongn. " which is incorrect. Again, BALFOUR fil. (loc. cit., p. 54, appears also to make the combination but by his own account he had already seen SOLMS' paper, although too late to add citations in the main body of his text. Whether or not *Pandanus minda* Panch. has been published validly (outside synonymy) and whether this is different from *P. minda* Vieill. are matters as yet unsolved.

3. **Pandanus clandestinus** B. C. Stone, *sp. nov.* (Sect. *Lophostigma*). fig. 1, 2.

A. P. oblongo *valde affinis, sed cephaliis drupisque minoribus.*

Arbor minor erecta, trunco ad 5 cm diametro, basi radicibus aereis paucis brevibus ad 30 cm longis instructo. Folia linearia, ad 220 cm longa, 6 cm lata, apicem versus attenuata acuta; pagina superior (in sicco) minute reticulata, pagina inferior striatulo-venulosa, venis inter se c. 0,5 mm separatis (106-108 in toto); marginibus serrulato-denticulatis, dentibus antrorsis; basi dentibus vix 2 mm longis, 2-8 mm sese separatis; in parte media dentibus minoribus congestioribusque, ad 1 mm longis et 1-2 mm sese separatis; apicem versus dentibus 0,5-0,7 mm longis, vix 1 mm sese separatis. Foliorum apices plicis binis denticulatis per spatiam longam (30-40) cm, dentibus c. 1 mm longis 2-6 (vel plus) mm sese separatis quam dentibus marginorum adjacenti paullo robustioribus. Costa media basi dorso inermis; in parte apicali minute denticulata, dentibus antrorsis appressis vix 0,33 mm longis, 2-5 mm sese separatis; apicem versus, quam dentes marginorum adjacenti minus congestioribus sed = aequilongis. Inflorescentia fœminea (tantum nota) terminalis solitaria; cephalium oblongum subtrigonum c. 20 cm longum et 9,5-10 cm latum, e drupis c. 1000 omnibus unilocularibus compositum. Pedunculus c. 1-2 cm latus et 20-25 cm longus, apice incrassato subtrigono. Spathae interiores c, 25-30 cm longae et 10 cm latae, ovato-naviculares; exteriores foliaceae. Receptaculum c. 17-17,5 cm longum. Drupae 28-30 mm longae, 7-11 mm latae, 5-6-angulatae, truncato-fusiformae vel subclavatae, in tertia parte apicali liberae; pileo inconspicue demarcato c. 1 cm longo, apice truncato-pyramidato cum areola 3 × 3 mm; stylo proximale horizontale 1-2 × 2 mm, irregulariter deltoideo vel truncato; stigmate ovato-rhomboideo nigro c. 2 × 2 mm, paullo infra rostram sito. Pericarpium tenuum. Mesocarpium superum 5-7 mm altum cavernoso-fibrosum; inferum 6-8 mm longum fibrosum. Endocarpium in parte tertia media drupae, uniloculare, pariete c. 2 mm crasso; loculo vix 4 mm lato, 6-7 longo. Semen c. 6-7 mm longum endospermio albo.

HOLOTYPUS : New Caledonia : Mt Panié, c. 350 m. altitude, forêt humide et dense, sol humifère, 21 septembre 1970, *J. M. Veillon 2290* (O.R.S.T.O.M.-Nouméa).

Endemic ; know only from the type.

This species has drupes intermediate in size between those of *Pandanus oblongus* (Panch. ex Brongn.) Balf. f. and *P. verecundus* B. C. Stone, described herein. It is clearly a member of Sect. *Lophostigma*.

4. **Pandanus verecundus** B. C. Stone, *sp. nov.* (Sect *Lophostigma*). fig. 3.

P. oblongo (*Panch. ex Brongn*) *Balf. f. valde affinis, differt foliis, cephaliis, drupisque sat minoribus.*

Arbuscula *trunco brevi usque ad 7-10 cm diametro, ramis paucis, cortice griseo-albo.*

Source : MNHN, Paris

Pl. 2. — **Pandanus clandestinus** B. C. Stone : Herbarium specimen to show leaf; inset at lower left, view of cephalium. (After holotype.)

Source : MNHN, Paris

Truncus basi radicibus aereis brevibus 20-30 cm longis instructus. Folia linearia 80-240 cm longa, 2-4 cm lata, basi rubicunda, apice longe attenuata acutissima; marginibus minute serrulato-denticulatis, dentibus parvis vix 0,5 mm longis antrorsis, 0,5-3 mm sese separatis; apicem versus congestioribus minoribusque; costa media dorso basi per spatiam longam (40-80 cm) inermis deinde in parte apicali minutissime denticulata dentibus valde appressis vix 0,5 mm longis, 1-3 sese separatis. Apex foliae supra biplicato plicis binis dense denticulatis, dentibus antrorsis c. 0, 3 mm longis et 1-5 mm sese separatis. Inflorescentia foeminea terminalis solitaria pedunculata, pedunculo ad 15 (-20) cm longo. Inflorescentia mascula ignota. Cephalium oblongum subtrigonum maturitate c. 20 cm longum, 7 cm latum, e drupis c. 500 compositum. Spathae exteriores c. 50 cm longae, 5 cm latae, foliacese; interiores navicular ovato-lanceolatae chartaceae, 22 cm longae, 6 cm latae, vel minores. Drupae omnes uniloculares, oblongae 5-6-gonae truncatae, maturitate 17 mm longae, 6-9 mm latae, pileo 3-4 mm alto, truncato-pyramidato, in vertice areolato, areola 5-6-angulata applanata paullo depressa, c. 4-5 × 3-3,5 mm. Stylus brevis proximalis 1-1,5 mm latus, stigmate nigro 1-1,5 mm lato, infra rostram sito. Mesocarpium superum brevissimum vix 1,5 mm altum fibrosum; inferum 4-5 mm longum fibrosum. Endocarpium magnam partem drupae occupans, apice truncatum uniloculare, densiter osseum, ferrugineum, pariete 1,2-1,8 mm crasso. Semen c. 8 × 3 mm endospermio albo.

HOLOTYPUS : New Caledonia : Port Boisé, au Sud du Pic, maquis fourré à *Gymnostoma deplancheana*, sur péridotite, sol à cuirasse. Stipe 7-8 cm de diamètre, peu ramifié, écorce blanchâtre; racines échasses 20-30 cm; feuilles à 150 × 4 cm, base légèrement rougeâtre; inflor. 20 × 7 cm. 5 octobre 1970. *J. M. Veillon 2188* (Herb. O.R.S.T.O.M. du Nouméa).

ADDITIONAL SPECIMEN : Pic du Pin vers Sud, bords du Lac, 260 m d'altitude, forêt dense, sol avec blocs de cuirasse; stipe court, 10 cm de diamètre, peu ramifié, feuilles 240 × 3,5 cm, syncarpe 17 × 7 cm dressé. 6 Aug. 1970. *J. M. Veillon 2182* (Herb O.R.S.T.O.M. du Nouméa).

This remarkably distinct small species of Sect. *Lophostigma* is most closely related to the newly described *P. clandestinus*, though clearly also to both *P. oblongus* and *P. viscidus*. In its short drupes and compact fruit head, and rather narrow leaves, it is well characterized; nonetheless it conforms readily with the diagnostic characters of the section *Lophostigma*.

With these two discoveries by M. VEILLON, the number of species of Sect. *Lophostigma* which occur in New Caledonia is brought up to four. There are also, in the Herbarium ORSTOM in Noumea, several other undescribed species represented by collections made by VEILLON, by SCHMID, by JAFFRÉ, and by MCKEE. These bear manuscript species names of, and will be reported on by, Prof. ST. JOHN, Bishop Museum, Honolulu.

Subsect. *CARDIOSTIGMA* B.C. Stone, *subsect. nov.*

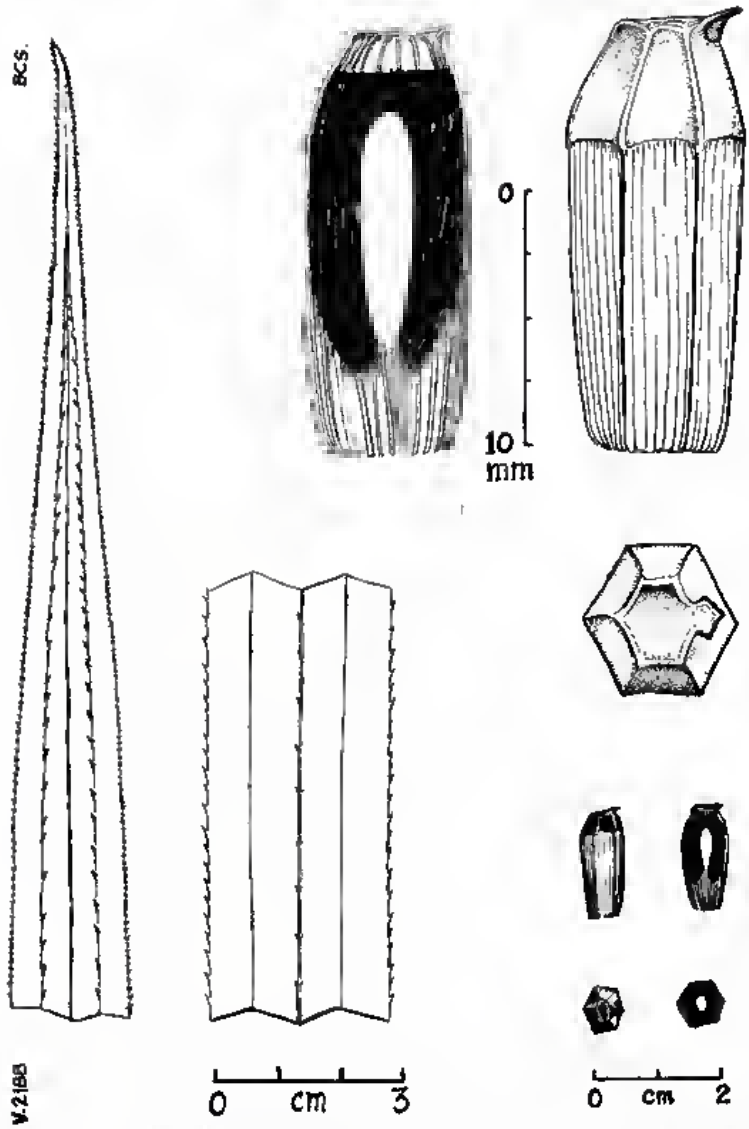
Drupae uni- vel pauciloculares, plerumque uniloculares; stigmata cardioformia, magna, infra stylo antrorse deflecto posita.

Type species : *Pandanus aragoensis.*

1. **Pandanus aragoensis** (Brongn.) Solms

Linnaea **42** : 45 (1878).
— *Barrotia aragoensis* BRONGN., Ann. Sci. Nat., ser. 6, **1** : 278 (1875).

Source : MNHN, Paris



Pl. 3. — **Pandanus vercundus** B. C. Stone : Leaf apex, adaxial surface (left); drupes in profile, longitudinal section, transverse section through endocarp, and top view (lower right); drupes much enlarged in profile and longitudinal section (upper right). (After holotype).

2. **Pandanus sphaerocephalus** (Brongn.). Solms

Linnaea **42** : 46 (1878).
— *Barrotia sphaerocephala* BRONGN., Ann. Sci. Nat., ser. 6, **1** : 284 (1875).

These species are much alike. Although BRONGNIART assigned them to his genus *Barrotia*, I consider that they are more closely related to *P. viscidus* and *P. oblongus* than to *P. altissimus*, the lectotype species of

Source : MNHN, Paris

Sect. *Barrotia*. There is an undescribed species of this subsection, named by ST. JOHN, in the ORSTOM Herbarium, Noumea; the name indicates its occurrence on serpentine substrates.

2. Sect. **BARROTIA** (Brongn.) B. C. Stone, *stat. nov.*

Larrotia (as genus) " Gaud. (partim) " in BRONGN., Ann. Sci. Nat., ser. 5, **1** : 277 (1876). *Not Barrotia* Gaudich. nom, illegit. sine descriptio (a name based on illustrations only). As *Barrotia* Gaud., Bot. Voy. Bonite, was not monotypic but based only on " plate with analyses " it (and its species) are not legitimate names.

Carpidia in phalanges plerumque 2-8-loculares adnatae. Stigmata uniseriatim vel biseraitim disposita, sursum spectantia.

Type species : *Pandanus altissimus.*

1. **Pandanus altissimus** (Panch. ex Brongn.) Solms

Linnaea **42** : 43 (1878).
— *Barrotia altissima* BRONGN., Ann. Sci. Nat., ser. 6, **1** : 277 (1875).
— *P. altissimus* PANCH. ex BRONGN., loc. cit., in synon.

2. **Pandanus mc-keei** St. John

Pacif. Sci. **21** (2) : 282-285, fig. 238-239 (1967).

Referred by its author to Sect. *Hombronia*, to which it does not belong.

3. **Pandanus macrocarpus** (Brongn.) Solms

Linnaea **42** : 44 (1878).

BRONGNIART (Ann. Sci. Nat. **6**, **1** : 279) cites " *Pandanus macrocarpus?* Vieillard, Pl. ut. N.-Caled. p. 24 " as a synonym. If VIEILLARD's publication of the name is valid, it should take precedence over the name as cited above, providing the two are in fact the same; BRONGNIART seems doubtful. This problem must be looked into.

4. **Pandanus vieillardii** Martelli

Soc. Bot. Ital. Bull. : 300 (1904); Cf. VIEILLARD, Ann. Sci. Nat., ser. 4, **16** : 51 (1861).

In addition there appear to be or perhaps two undescribed species of this affinity among the specimens in the ORSTOM Herbarium at Noumea.

Source : MNHN, Paris

GAUDICHAUD's concept " *Barrotia* " included *B. monodon*, *B. diodon*, and *B. tetrodon*. The first is an invalid name for an Indochinese species, the second is a species of Sect. *Rykia* akin to *P. furcatus* Roxb., while the last is a synonym of *P. compressus* Martelli, a species very near (or the same as) *P. dubius* Spreng. None of these occur in New Caledonia, and none are really closely related to any New Caledonian species. Thus, although BRONGNIART credits GAUDICHAUD, adding " partim " to the credit, it is really a case of creating a completely different taxon. In addition none of the GAUDICHAUD names, *Barrotia* or its species, are validly published, so it is better in every way to ascribe the name to BRONGNIART and limit it to New Caledonian species. Even so, some of the species included by BRONGNIART are better accommodated elsewhere, as is evident from the arrangement presented here.

3. Sect. BRONGNIARTIA B. C. Stone, *sect. nov.*

Drupae compressae, clavatae, pauciloculares; stigmata plerumque 2-5, uni-vel biseriatim disposita, sursum spectantia, plusminusve congestis, ovata vel cordota erecta parvae vel mediocres.

Types species: *Pandanus balansae.*

Subsect. *BRONGNIARTIA*

1. **Pandanus balansae** (Brongn.) Solms

Linnaea **42** : 45 (1878).
— *Barrotia balansae* BRONGN., Ann. Sci. Nat., ser. 6, **1** : 281 (1875).

2. **Pandanus pancheri** (Brongn.) Solms

Linnaea **42** : 46 (1878).
— *Barrotia pancheri* BRONGN., Ann. Sci. Nat., ser. 6, **1** : 283 (1875).

Subsect. *FRUTICOSI* B. C. Stone, *subsect. nov.*

Frutices. Phalanges et cephaliaquam eos subsect. typici minores; cephalia usque ad 7-9 cm longa; phalanges usque ad 2-3 cm longae.

Type species: *Pandanus reticulatus.*

3. **Pandanus reticulatus** Vieill.

Ann. Sci. Nat., ser. 4, **16** : 52 (1861).
— *Barrotia decumbens* BRONGN., Ann. Sci. Nat., ser. 6, **1** : 283 (1875).
— *Pandanus decumbens* (BRONGN.) SOLMS, Linnaea **42** : 47 (1878).
— *Pandanus schlechteri* WARB., Bot. Jahrb. **39** : 17 (1906).

Source : MNHN, Paris

4. **Pandanus neo-caledonicus** Martelli

Webbia 4 (1) : 416 (1913); 4 (2) : tab. 22, fig. 21-24 (1914).

There are some undescribed taxa of this section, all pertaining to the typical subsection, in the herbarium ORSTOM-Noumea, with MS names of St. John. The variation appears to be more or less restricted to the dimensions of the phalanges. At present it seems difficult to discriminate distinct species, though it may be necessary to recognize further taxa when a much wider range of material is available for study.

4. Sect. **VEILLONIA** B. C. Stone, *sect. nov.*

Arbores, cephaliis pendulis oblongis; phalangibus pluriloculatis; Vertex phalangii planus, stigmatibus plerumque 5-10, horizontalibus ovatis, sulcis intercarpidiorum nullis vel inconspicuis. Superficies phalangii laeve non-sulcati.

Type species: *Pandanus lacuum* St. John. (Cf. *Veillon 2073*).

A monotypic section. The single species, endemic to New Caledonia and known only from the Plaine des Lacs in the south-east, has the appearance of a member of Sect. *Pandanus* and also (in the fruits) resembles the species of Sect. *Australibrassia* St. John. Nonetheless it is not a member of either of these sections nor does it have particularly close relationships. It is a case of convergence, in that the plurilocular phalanges with smooth sides, the flat vertex bearing an array of rather closely spaced stigmas (mostly 5-10), without lateral sulci and without, or with extremely narrow and shallow apical sulci, and the shortly oblong cephalia, recall similar features in the two sections mentioned. There is also a resemblance to some of the Philippines species. Nonetheless I am inclined to think that this species is more related to its New Caledonian congeners than to outside species, despite these superficial similarities in fruit structure.

The section is named for J. M. Veillon, botanist with ORSTOM, collector of this and many other plants in New Caledonia.

5. Sect. **BERNADIA** B. C. Stone, *sect. nov.*

Arbores minores, cephaliis subglobosis pendulis solitariis; phalangibus obovoideis multisulcatis, sulcis longitudinalibus conspicuis ad 1,5 mm profundis, densis; stigmatibus plerumque 6-9-(12), plerumque sursum spectantibus vel oppositis, plerumque biseriatim dispositis.

Type species : *Pandanus bernardii* St. John (*L. bernardi*, G).

This monotypic section is limited to New Caledonia. The single species, *P. bernardii*, is remarkable for the numerous, closely parallel, comparatively deep sulci which run longitudinally from base to apex of every phalange. There is no other species in the entire genus which shows this extraordinary feature. Nevertheless from the disposition and form of

Source : MNHN, Paris

the stigmas it seems evident that this species is an offshoot of a peculiarly New Caledonian group, and its ancestry must be sought among species such as those of the present Sect. *Brongniartia* and Sect. *Barrotia*. The stigmas, deflected forward and slightly toothed, are much alike in all three of these sections.

A collection which almost surely represents this species is *McKee 21289*, from a male tree. The construction of the male flowers resembles that shown for *Pandanus macrocarpus*, by BRONGNIART, that is the apex of the staminal column of each staminal phalange is expanded into a discoid, peltate or umbrella-like surface, underneath which the very short-filamented stamens are borne, crowded and pointing outward and downward.

6. Sect. PANDANUS

1. **Pandanus pedunculatus** R. Br.

Prodr. : 34 (1810).
— *Pandanus fragrans* sensu BRONGN., Ann. Sci. Nat., ser. 6, **1** : 274 (1875), not of GAUDICHAUD.
— *P. tectorius* var. *fragrans* MARTELLI, Webbia 4 (2) : 411 (1914).
— *P. odoratissimus* L. var. (innominatus) BRONGN., loc. cit. : 272, excl. syn.
— *P. tectorius* var. *novo-caledonicus* MARTELLI, Webbia **4** (1) : 34, 412, tab. 1, fig. 1-2 (1913).

2. **Pandanus tectorius** var. **microcephalus** Martelli

Webbia **4** (1) : 34, 412, tab. 27, fig. 1-2 (1913).

3. **Pandanus tectorius** var. **brongniartii** Martelli

Webbia **4** (1) : 34, 410, tab. 12, fig. 6-7 (1913).

It is doubtful that *P. tectorius* and *P. pedunculatus* are distinct species but since the nomenclatural aspect of the problem is still controversial I list them separately. The two varieties, *brongniartii* and *microcephalus* are probably mere local forms of the same species.

SPECIES INCOMPLETELY KNOWN

— *Pandanus bullii* Warb., Pflanzenr. **3** (IV. 9) : 89 (1900).
— *P. decorus* Hort., Wochenschr. **13** : 166 (1870).
— *P. desmetiana* ex Guillaumin, Flore Syn. Anal. N. Caled. : 18 (1948).
— *P. fara* ex Guillaumin, Flore Syn. Anal. N. Caled. : 18 (1948).

Of these last two names I know only GUILLAUMIN's mention—they are undoubtedly horticulturists' names without nomenclatural validity.

Source : MNHN, Paris

Références

Brongniart, A. — Observations sur les Pandanées de la Nouvelle-Calédonie. Ann Sci. Nat. Bot., ser. 6, **1** : 262-293, pl. 14-15 (1875).

Guillaumin, A. — Flore analytique et synoptique de la Nouvelle-Calédonie, Phanérogames : 1-369. Marseille (1948).

St. John, H. — Revision of the genus *Pandanus* Stickman, Part 22. A New Species (Section *Hombronia*) from New Caledonia. Pacific Sci. **21** (2) : 282-285, fig. 238-239 (1967).

Herbarium, School of Biological Sciences
University of Malaya, Kuala Lumpur
(Malaysia).

Source : MNHN, Paris

ADANSONIA, ser. 2, 12 (3) : 421-428. 1972.

UN *ACACIA* AMÉRICAIN A PÉTIOLE DIAPHYLLODINISÉ *A. WILLARDIANA* ROSE

par J. VASSAL et Ph. GUINET

RÉSUMÉ : Les auteurs donnent une description détaillée d'*A. willardiana* Rose, seule espèce d'*Acacia* américain à pétiole phyllodinisé, et insistent particulièrement sur deux caractères jusqu'à ce jour ignorés : le pétiole aplati horizontalement (« diaphyllode ») et le pollen poré. *A. leptospermoides* Benth. et *A. willardiana* Rose sont les deux seules espèces à diaphyllodes actuellement décrites dans le genre. Dans le « groupe australien » (sous-genre *Heterophyllum* Vassal), elles appartiennent vraisemblablement à un groupe taxonomique nouveau que l'on peut considérer comme une lignée particulière à caractères archaïques.

SUMMARY : The authors give a detailed description of *A. willardiana* Rose, the only american *Acacia* species with phyllodic petioles, and insist particularly on 2 characters up to now unknown: the petiole horizontally flattened (" diaphyllode ") and the pollen porate. *A. leptospermoides* Benth. and *A. willardiana* Rose are the only diaphyllodic species actually described in the genus. In the " australian group " (subgen. *Heterophyllum* Vassal), they probably belong to a new taxonomic group which can be considered as a particular evolutive line with archaic characters.

On sait que les *Acacia* possédant des phyllodes sont pour une très large part endémiques de la Notogée et plus particulièrement d'Australie où on en connaît près de 600 espèces (réf. TINDALE, citation ANDERSON et DEA, 1969). Il n'a jamais été décrit jusqu'à ce jour d'*Acacia* à phyllode en Amérique. Or, l'examen de l'appareil végétatif d'*A. willardiana* Rose, espèce localisée dans une partie de l'État de Sonora au Mexique (dans la région de Guaymas) et dans l'île de Tiburon (fig. 1) (ainsi peut-être qu'en Basse-Californie d'après STANDLEY) révèle que les pétioles, et même le rachis primaire quand il existe, sont aplatis et élargis. Il y a donc tendance à la phyllodinisation mais d'une façon toute particulière. La réalisation d'un phyllode d'*Acacia* australien est due à l'aplatissement *vertical* du pétiole (VASSAL, 1970). Or, fait particulièrement intéressant, le pétiole d'*A. willardiana* s'aplatit *horizontalement*, c'est-à-dire dans un plan perpendiculaire au plan « traditionnel » d'aplatissement du phyllode des Acacias (comparer les fig. 6 et 7). Ainsi, la glande pétiolaire distale se trouve située sur une surface plane (fig. 4) et non sur la tranche du phyllode. BENTHAM, pas plus que ROSE, n'ont remarqué cette particularité essentielle. Or, ce n'est pas le seul *Acacia* à présenter cette structure exceptionnelle. HOCHREUTINER, en 1896, a en effet, observé pour la première fois un cas identique

Source : MNHN, Paris

chez *A. leptospermoides* Benth., espèce classée par BENTHAM dans les *Phyllodineae Plurinerves Microneurae* et proposé à cette occasion de distinguer des Acacias *Orthophyllodineae* (à phyllodes aplatis verticalement) et des Acacias *Diaphyllodineae* (à phyllodes aplatis horizontalement). Reprenant le terme créé par HOCHREUTINER, nous considérons donc que le pétiole d'*A. willardiana* est « diaphyllodinisé ».

Par sa ressemblance avec les *Acacia* d'Australie à phyllodes et sa position géographique très excentrique par rapport à ceux-ci, cette espèce appelle une étude particulière, car elle pose un très intéressant problème taxonomique et phylogénique.

Rappelons d'abord quelques données historiques à son sujet.

G. BENTHAM la décrit, en 1846, sous le nom de *Prosopis* (?) *heterophylla* d'après un échantillon sans fleurs récolté au Mexique (Sonora) par COULTER et provenant d'un herbier du Trinity College de Dublin. En le rapportant avec doute au genre *Prosopis*, il en souligne les caractères végétatifs exceptionnels : « *it is most remarkable by the almost phyllodineous vertical expansion of the common petiole...* », puis, en 1875, indique la possibilité de rapporter cette espèce au genre *Acacia*. Quelques années plus tard, J. N. ROSE (1890) effectue l'étude de spécimens complets, ce qui lui permet d'établir l'appartenance de cette espèce au genre *Acacia*, de décrire les caractères floraux et de préciser les caractères de la gousse. Il ne lui assigne pas cependant une place particulière dans le genre.

En 1928, N. L. BRITTON et J. N. ROSE placent l'espèce dans le genre nouveau *Senegalia*. Ils reprennent le nom d'espèce de BENTHAM, d'où le binôme : *Senegalia heterophylla* (Benth.) Britt. et Rose.

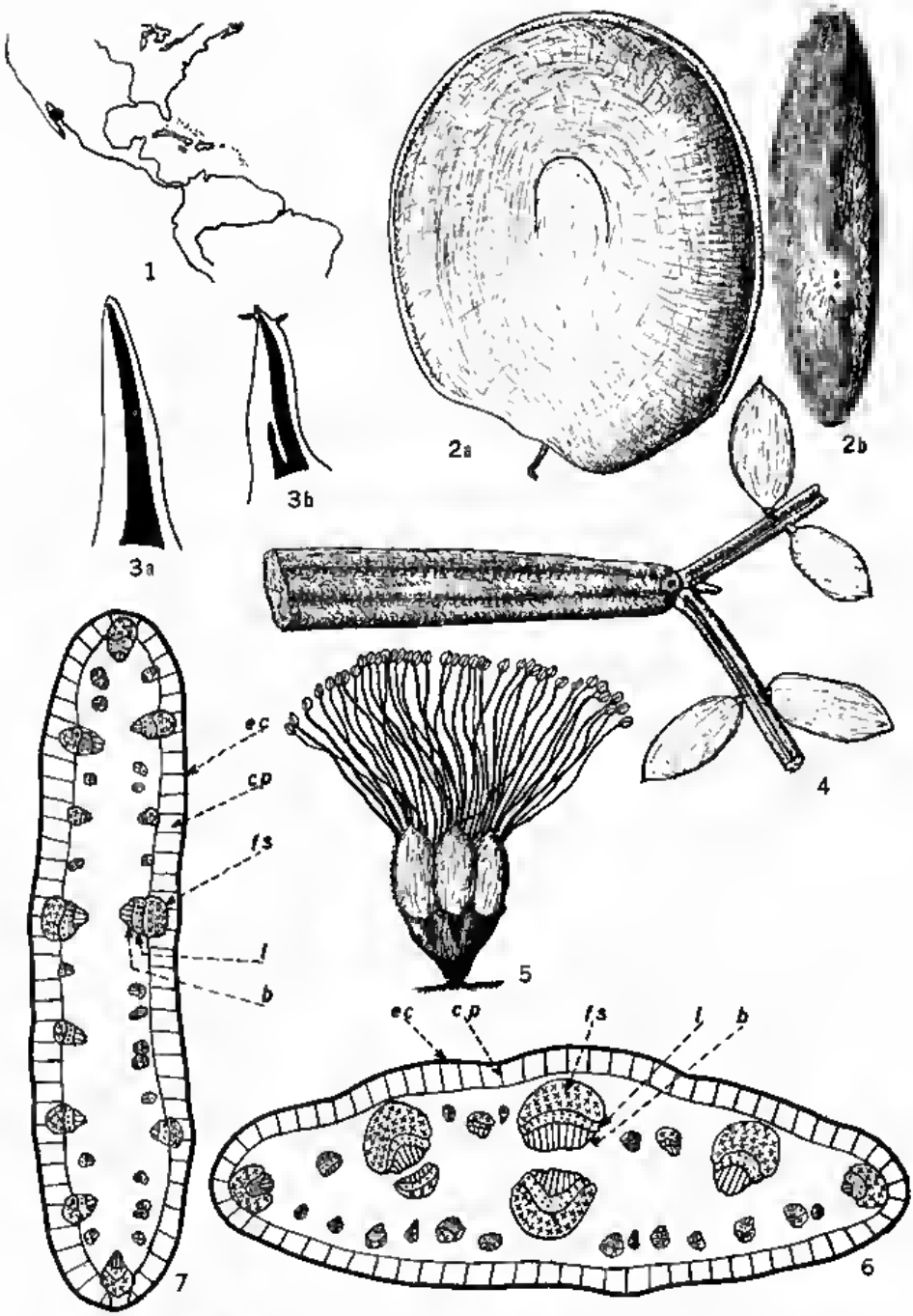
Pour notre part, nous n'acceptons pas de valoriser un tel genre qui est essentiellement défini d'après le type de gousse, critère trop fluctuant pour mériter l'importance que lui donnent BRITTON et ROSE.

Étant donné l'existence d'un *Acacia heterophylla* (Lam.) Willd., il est nécessaire de conserver le nom d'espèce *willardiana* créé par ROSE.

Voici les caractères de cette espèce, tels qu'ils sont connus d'après les descriptions de ROSE, BRITTON et ROSE et STANDLEY :

Arbre gracile, inerme (ni épines stipulaires, ni aiguillons), de 3 à 5 m de haut. Pétiole « *phyllodia-like* » de 7 à 30 cm de long, étroits (environ 2 mm de large), glanduleux. Pennes parfois présentes, et dans ce cas 1-2 (4) paires. 4-5 paires de folioles (parfois 12-15), de couleur vert pâle, de 2 à 5 mm de long, glabres à très finement poilues, rapidement caduques. Stipules caduques. Rameaux de couleur d'abord blanchâtre devenant grisâtre à brun-rougeâtre. Épis grêles, lâches, de 3 à 6 cm de long, groupés en panicules. Fleurs de couleur jaune pâle à blanchâtre. Calice campanulé glabre, de 2 mm de long, à 5 dents. Pétales un peu plus longs (3 mm de long), aigus, libres jusqu'à la base. 140 à 150 étamines. Gousse plate, de 8-12 cm de long sur 10-18 mm de large, stipitée, glabre, légèrement contrictée, à fines réticulations irrégulières; graines ovales à oblongues de 8 à 10 mm de long.

Source : MNHN, Paris



Pl. I. — **Acacia willardiana** : **1**, situation géographique; **2ab**, graine vue de face et de profil (par le sommet hilo-rapléal) × 7; **3ab**, stipules de l'adulte × 25; **4**, partie de feuille avec pétiole diaphyllodinisé × 7; **5**, fleur × 20; **6**, section transversale du pétiole diaphyllodinisé × 45; — **A. farinosa** : **7**, section tranversale de l'orthophyllode × 45. — (*sc* : épiderme cutinisé; *cp* : cellules palissadiques; *fs* : faisceau sclérenchymateux; *l* : liber; *b* : bois).

Source : MNHN, Paris

Le matériel que nous avons examiné a les références suivantes [1] :

1. *D. S. Verity*, 17-7-1966. Mexico, Etat de Sonora, San Carlos Bay, 5 miles N.W. Guaymas.
2. *I. M. Johnston 4252*, 3-7-1921. Tiburon Island, Golfe de Californie.
3. *P. C. Standley 3012*, 20-2-1937. Mexico, Etat de Sonora, Bachoco, 12 miles E. de Cajeme.
4. *A. Carter* et *L. Kellogg 3246*, 11-11-1963. Mexico, Etat de Sonora, Bahia de San Carlos, 24 km N.W. de Guaymas.

Nos observations sur *A. willardiana* permettent d'apporter un certain nombre de compléments à la diagnose précédente.

Graine (Pl. 1, fig. 2a, 2b) :

— Dimensions (30 observations) : longueurs extrêmes : 5,5-9,3 mm; longueur moyenne : 7,8 mm;
largeurs extrêmes : 5,9-8,3 mm;
largeur moyenne : 7,2 mm;
épaisseurs extrêmes : 1,5-2,3 mm;
épaisseur moyenne : 1,8 mm.
— Proportions : longueur moyenne/largeur moyenne = 1,1;
largeur moyenne/épaisseur moyenne = 3,9.
— Forme elliptique large à subcirculaire (rarement elliptique transversale) (= type III, cf. Vassal 1971); bord caréné; légères déformations possibles; saillie radiculaire légèrement marquée.
— Couleur marron légèrement brillante.
— Écusson largement ouvert (en V ou U); longueur moyenne de la graine/longueur moyenne de l'écusson = 4,2.
— Funicule filiforme, sans orientation préhilaire nette (type Alc, cf. Vassal 1971), très fragile.
— Hile et trace raphéale de longueur analogue (0,1-0,2 mm), dans une dépression commune.
— Absence d'albumen; téguments très minces (rapport longueur moyenne de la graine/épaisseur moyenne des téguments > 100).

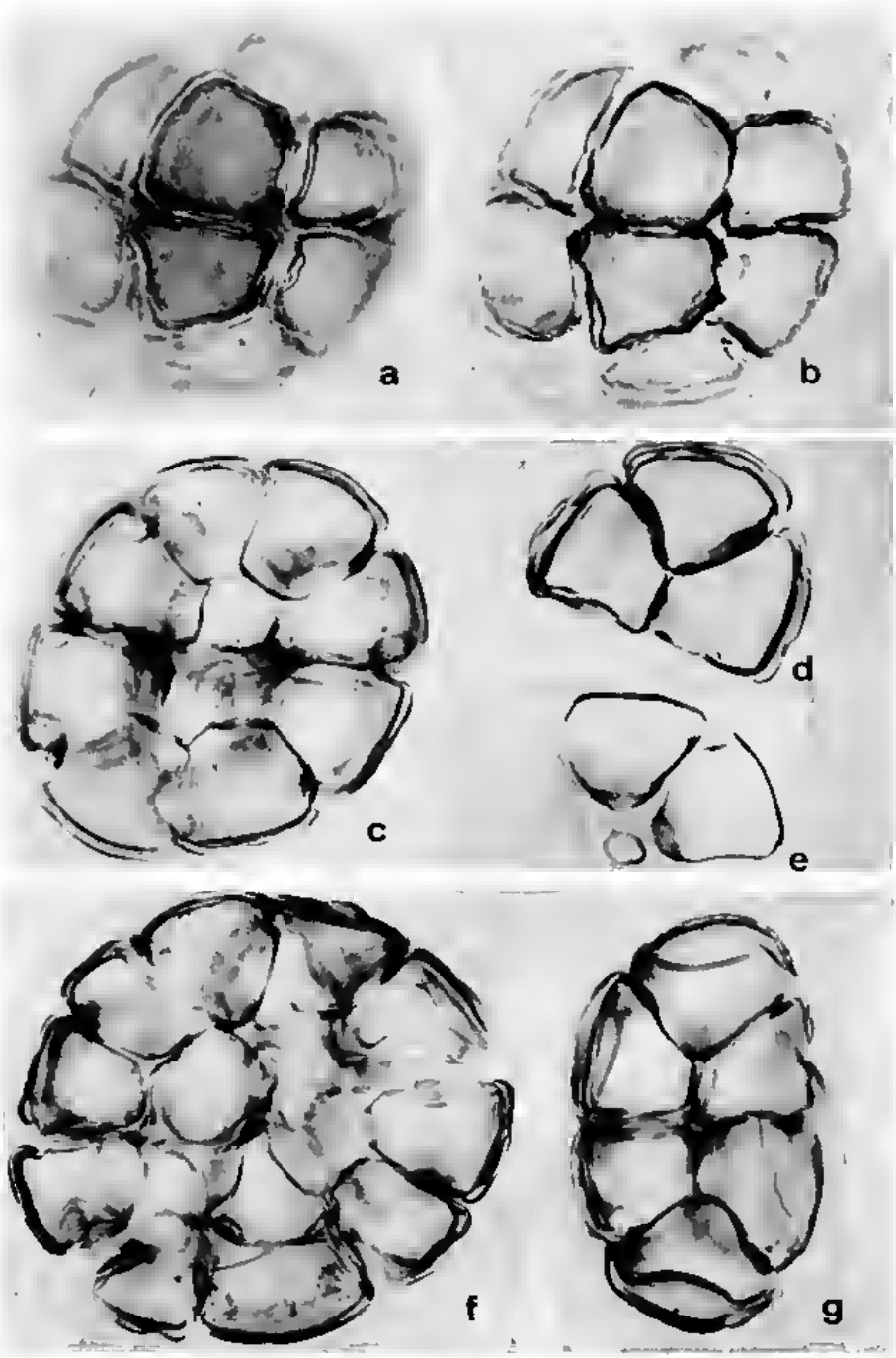
Tige finement cannelée; surface épidermique blanc-argenté se desquamant et laissant apparaître une surface pubérulente de même couleur disparaissant rapidement.

Stipules limbées, uninervées ou parfois munies d'une nervure accessoire courte, de 0,6 à 1,5 mm de long (Pl. 1, fig. 3a, 3b).

Feuille : pétiole diaphyllodinisé, à nervures parallèles, un peu saillantes à la face supérieure (Pl. 1, fig. 4) renfermant 3 faisceaux de grande taille vers la face supérieure, 1 faisceau médian de grande taille vers la face inférieure, 2 faisceaux marginaux de taille moyenne et de nombreux petits faisceaux sur chacune des faces (Pl. 1, fig. 6). Rachis primaire possible, étroit, légèrement diaphyllodinisé. Rachis secondaire creusé en gouttière

1. Nous remercions vivement le Dr J. P. M. Brenan, Conservateur de l'Herbier et de la Bibliothèque de Kew, qui a bien voulu nous faire parvenir en prêt des échantillons des collections Johnston, Standley et Carter et Kellogg.

Source : MNHN, Paris



Pl. 2. — Pollen d'**Acacia willardiana** (× 1 000) : **ab**, polyade à 16 monades. Vues selon les grands axes de la polyade; **c**, polyade à 16 monades : coupe optique; **d**, coupe optique de l'exine; **e**, apertures; **f**, polyade à 20 monades; **g**, polyade à 16 monades orientée perpendiculairement au plan déterminé par les grands axes.

Source : MNHN, Paris

(Pl. 1, fig. 4). 4-15 paires de folioles épaisses, glabrescentes, à nervation peu apparente (nervure primaire légèrement visible à la face inférieure), précocement caduques. Glandes en verrues plus ou moins déprimées, à l'insertion des paires de pennes (Pl. 1, fig. 4).

INFLORESCENCE ET FLEUR (Pl. 1, fig. 5) : axe de l'inflorescence nettement anguleux, glabre. Calice gamosépale (5 dents à peine visibles), faiblement cilié. Pétales entièrement libres, acuminés, à marge glanduleuse. Anthères très petites (0,3 mm de haut) entièrement dépourvues de glande apicale même dans le bouton. Fleurs pédicellées; pédicelle de 0,5 mm, brusquement rétréci à sa base et paraissant presque articulé à son insertion sur l'axe [1]. Étamines libres jusqu'à la base. Ovaire faiblement stipité, glabre.

POLLEN (Pl. 2) : pollen composé formé le plus souvent de 16 monades (plus rarement 20). Polyades à 16 monades circulaires observées de face (les 2 grands axes orientés face à l'observateur), elliptiques vues de profil. Dimensions moyennes [2] : 46 μ. Extrêmes : 43-50 μ. Côté distal des monades centrales : 17,5 μ (15-22). Monades périphériques souvent inégales : 19 μ (15-21) de côté. Exine : la surface distale des monades présente un aspect finement réticulé (dépressions régulièrement disposées à la surface du tectum donnant une image de réseau). Épaisseur du tectum : 1 μ. Columelles à peine distinctes, d'environ 0,2 μ de haut. Endexine (s.l.); 0,5 μ. Apertures : pas de sillon. Huit pores dont 4 distaux, subangulaires, de 2,4 μ de diamètre.

Ces caractères permettent de placer l'espèce parmi les *Acacia* du groupe I (GUINET, 1964).

GOUSSE : 4-12 cm de long; 0,8-1,8 cm de large; déhiscente.

Quelle place taxonomique et phylogénique faut-il attribuer à *A. willardiana* dans le genre *Acacia?*

Il s'agit d'une espèce très originale à plusieurs points de vue, plus particulièrement par la présence de pollens porés, la tendance au diaphyllode et le type de funicule Alc. Par ces caractères et l'éloignement géographique de l'Australie, cette espèce peut paraître difficilement rattachable à ce que l'on peut appeler le « groupe australien » associant les séries *Phyllodineae*, *Botryocephalae* et *Pulchellae* Benth. (s/s genre *Heterophyllum* Vassal) et qui est typiquement caractérisé par des pollens colporés aux faces distales des monades (4 sillons, 4 pores; parasyncolpie; cf. GUINET, 1964, 1969), des orthophyllodes et un funicule à orientation préhilaire raphéale. Elle peut sembler plus proche de la série des *Vulgares* Benth. (s/s genre *Aculeiferum* Vassal) dont les pollens sont typiquement porés et ont, dans certains cas, des funicules de type Alc. En fait, le type pollinique poré est possible mais très rare dans le « groupe australien » chez les espèces à phyllodes. D'autre part, l'espèce *leptospermoides*, à diaphyllodes, cohabite avec les Acacias à orthophyllodes en Australie, alors que la série des *Vulgares*

1. Nous attirons simplement l'attention sur ce caractère que nous n'avons trouvé cité dans aucune description.

2. Diamètre des polyades : moyennes de 12 mensurations. Autres caractères : moyennes de 25 mensurations.

Source : MNHN, Paris

Benth. est totalement absente de ce continent. Nous estimons que *A. willardiana* s'inclut dans le « groupe australien », qui, nous l'avons montré, constitue un ensemble très diversifié. Cette espèce illustre, avec *A. leptospermoides* un aspect très original de cette diversité. Nous admettons donc que le « groupe australien » déborde largement l'Australie. En voici les limites géographiques : îles de la Réunion et Maurice (*A. heterophylla*), îles Oma, Harocha, Amboine (*A. mangium*), Formose (*A. confusa*), Tasmanie (nombreuses espèces), Nouvelle Calédonie (*A. simplicifolia*, *spirorbis*), îles Fiji (*A. richei*, *simplicifolia*, *mathuataensis*), Hawaï (*A. Koa*, *koaia*, *kauaiensis*), état de Sonora au Mexique (et Basse Californie ?) (*A. willardiana*).

L'espèce *willardiana* a un certain nombre de caractères que nous considérons comme primitifs dans le genre *Acacia* (funicule Alc, graine de type III, téguments séminaux minces, gousse déhiscente, absence de spinescence, épis en panicules, pollens porés peu différenciés en ce qui concerne la taille des monades, le diamètre du pore et la hauteur des columelles). Très proche du centre primaire de différenciation du genre (que nous situons en Amérique) cette espèce apparaît ainsi comme l'un des taxons les plus primitifs du « groupe australien ». La phyllodinisation par aplatissement horizontal du pétriole constitue une tendance archaïque, aujourd'hui rélictuelle et largement dominée par la tendance « orthophyllode » [1]. *A. leptospermoides*, dans cette hypothèse, pourrait appartenir à la même lignée et correspondrait à un niveau d'évolution plus élevé (présence de glomérules, diaphyllode réalisé).

La place taxonomique de cette lignée « *willardiana-leptospermoides* » dans l'ensemble du « groupe australien » (s/s genre *Heterophyllum* Vassal) reste encore à apprécier, notamment par des recherches ontogéniques que nous n'avons pu encore faire aboutir [2]. D'ores et déjà on peut considérer qu'il s'agit d'un groupe nouveau (fait bien remarqué par HOCHREUTINER). Le problème est encore de savoir à quel niveau hiérarchique il est souhaitable de le situer.

Une étude plus approfondie portant sur un plus grand nombre d'espèces nous permettra dans une prochaine note de mieux préciser la place phylétique de ces deux espèces parmi les *Acacia* à phyllodes extra-australiens.

BIBLIOGRAPHIE

ANDERSON, D. M. W. et I. C. M. DEA. — Chemotaxonomic aspects of the chemistry of gum exsudates. Phytochemistry **8** (1) : 170 (1969).

BENTHAM, G. — Notes on *Mimoseae*. Lond. Journ. Bot. **5** : 82 (1846).

BENTHAM, G. — Revision of the Suborder *Mimoseae*. Trans. Linn. Soc. London **30** : 335-668 (1875).

BRITTON, N. L. et J. N. ROSE. — *Mimosaceae* (Continuatio) *in* North American Flora **23** (2) : 114 (1928).

1. HOCHREUTINER a également émis l'hypothèse que le caractère « diaphyllode » pourrait être primitif.

2. Les graines d'*A. willardiana*, envoyées en même temps que l'herbier D. S. VERITY, n'étaient pas viables.

Source : MNHN, Paris

GUINET, Ph. — Données nouvelles sur le rôle de la morphologie du pollen dans la classification du genre *Acacia*. C. R. Acad. Sci. **258** : 4823 (1964).

GUINET, Ph. — Les Mimosacées. Études de palynologie fondamentale, corrélations, évolution. Trav. Sect. Sci., Tech. Inst. Fr. Pondichéry **9** : 1-293 (1969).

HOCHREUTINER, G. — Contribution à l'étude des Acacias phyllodinés. Arch. Sc. phys. et nat. (Genève) 101, **1** (3) : 278-280 (1896).

SELLING, O. H. — Studies in Hawaiian pollen statistics, part 2 : 138-141 (1947).

STANDLEY, P. — Trees and shrubs of Mexico. Contr. from the U.S. National Herbarium **23** (2), Washington : 376 (1922).

VASEY, G. et J. N. ROSE. — List of plants collected by Edward Palmer in lower California and western Mexico in 1890. Contr. from the U.S. National Herbarium **1** : 88-89 (1890).

VASSAL, J. — Contribution à l'étude de la morphologie des plantules d'*Acacia*. Acacias insulaires des océans Indien et Pacifique : Australie, Formose, îles Maurice et Hawaii. Bull. Soc. Hist. Nat., Toulouse **106** : 191-276 (1970).

VASSAL, J. — Contribution à l'étude morphologique des graines d'*Acacia*. Bull. Soc. Hist. Nat., Toulouse **107** : 191-246 (1971).

VASSAL, J. — Apport des recherches ontogéniques et séminologiques à l'étude morphologique, taxonomique et phylogénique du genre *Acacia*. Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse **108** : 1-115 (1972).

Laboratoire de Palynologie, C.N.R.S. — MONTPELLIER
et Laboratoire de Botanique et Biogéographie,
Université P.-Sabatier — TOULOUSE.

Source : MNHN, Paris

ADANSONIA, ser. 2, 12 (3) : 429-431. 1972

UN PROCÉDÉ DE MULTIPLICATION VÉGÉTATIVE CHEZ LES *PANDANUS* MALGACHES

par J.-L. GUILLAUMET

Lors d'une tournée en forêt du Bongolava, à l'Ouest de Tananarive, notre collègue entomologiste A. PEYRIERAS récoltait un *Pandanus* qui lui semblait présenter un curieux phénomène de reproduction : des petits rameaux formés au-dessous des bouquets de feuilles terminaux, après avoir émis des racines, tombaient sur le sol et s'y implantaient.

Quelque temps après, J.-M. BETSCH, du laboratoire d'écologie du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris, en tournée à Madagascar récoltait un matériel abondant de cette plante.

Depuis j'ai retrouvé le même procédé de multiplication chez deux autres *Pandanus*, sur la côte orientale de l'île cette fois, près de Tamatave, dans la réserve naturelle n° 2 de Betampona, et sur le versant oriental des chaînes anosyennes.

En l'absence d'organes reproducteurs on ne peut se prononcer sur les espèces, mais les caractéristiques végétatives sont celles de la section *Souleyetia*.

Les trois espèces de *Pandanus* ont un développement sympodial, le méristème terminal est relayé par un bourgeon axillaire. Chez les autres *Pandanus* le méristème terminal donne naissance à l'inflorescence, ici il semble ne jamais y avoir de reproduction sexuée et la cause de la mort du méristème terminal est inconnue.

Au-dessus de la feuille [1] axillant le bourgeon qui donnera le rameau de remplacement, deux feuilles apparaîtront encore dont les bourgeons axillaires se développeront originalement (fig. 1). Sur les rameaux âgés, ils apparaissent situés à la base de la cicatrice terminale et comme perchés sur une éminence qui n'est que le vestige du sommet du rameau principal (fig. 2). Le petit rameau grêle apparu à l'aisselle d'une feuille (fig. 3) ne s'épaissira guère, mais s'allongera sur une dizaine de centimètres puis formera deux racines, plus rarement une, pouvant atteindre plusieurs centimètres de long (fig. 5). A ce stade, le moindre choc suffit pour détacher

1. Ou la deuxième quand deux bourgeons axillaires se développent pour donner une ramification.

Source : MNHN, Paris

Pl. 1. — **Pandanus** de la section **Souleyetia** : **1**, disposition des propagules (p et p') à l'aisselle des dernières feuilles de part et d'autre du méristème terminal et départ de l'article de remplacement (A2); **2**, cicatrice du méristème terminal et base des bulbilles, celui de gauche étant déjà tombé; **3**, jeune propagule; **4**, les propagules (p et p') prêts à se détacher (A1 et A2, articles successifs du rameau); **5**, propagule enraciné; **6**, pied-mère portant des propagules dont certains sont tombés au sol. — **Pandanus** de la section **Dauphinensia** ou **Martellidendron** : **7**, développement du bourgeon axillaire et de racines interfoliaires; **8**, le bourgeon axillaire (× 1/2); **9**, port de l'arbre.

Source : MNHN, Paris

ces organes qui tombent sur le sol et s'y enracinent facilement (fig. 5). Sous le « pied-mère » s'établit ainsi toute une colonie de jeunes plants de différentes tailles (fig. 6).

Un autre processus de reproduction asexuée a été signalé par B. C. STONE (1970, p. 127) chez un *Pandanus* malgache, *P. karaka:* de petits rameaux apparaissent à l'apex des branches et se comportent comme des propagules [1]. On peut rapprocher de ce phénomène un cas de développement des bourgeons axillaires observé chez une autre espèce de la forêt de l'est. Cette dernière a le même type architectural que *P. karaka*, arbre peu ramifié à « structure articulée tridimensionnelle » (F. HALLÉ et R. A. A. OLDEMAN, 1970, p. 52). Elle appartient à la section *Dauphinensia* [2].

Les bourgeons axillaires des feuilles périphériques donnent des axes courts qui portent une dizaine de feuilles de 30 à 40 cm, mais jamais de racines (fig. 7 et 8). L'imbrication des feuilles est telle que ces organes n'ont aucune possibilité de tomber sur le sol. Chétifs, chlorotiques et voués à la mort par pourriture, ils ne sauraient être un moyen de reproduction végétative, ni donner naissance à des inflorescences comme chez *P. princeps* ou à des rameaux secondaires comme dans la section *Acanthostyla*.

La reproduction végétative signalée chez *P. karaka* semble être comparable à la viviparité de certains *Elaeis guineensis* (P. HENRY, 1948). Dans notre *Pandanus* il y a développement de bourgeons axillaires mais sans que la possibilité de reproduction végétative soit atteinte.

La viviparité présentée par les trois premières espèces montre une certaine spécialisation puisque ce ne sont que des méristèmes axillaires privilégiés qui se développent et il semble d'autre part qu'elle soit obligatoire en l'absence de reproduction sexuée.

RÉFÉRENCES

HALLÉ, F. et R. A. A. OLDEMAN. — Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Masson et Cie, Paris, 178 p. (1970).

HENRY, P. — Un *Elaeis* remarquable : le Palmier à huile vivipare. Rev. intern. bot. appl. agr. trop. **28** : 422-427 (1948).

STONE, B. C. — Observations on the genus *Pandanus* in Madagascar. Bot. J. Linn. Soc. **63** : 97-131 (1970).

O.R.S.T.O.M.
TANANARIVE - Madagascar.

1. « Small branchlets develop near apex of branches, then drop off; these act as vegetative propaguls. »

2. Comme a bien voulu me le confirmer M. K.-L. HUYNH (Univ. de Neuchâtel) après en avoir étudié l'épiderme.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

ADANSONIA, ser. 2, 12 (3) : 433-445, 1972

LES VARIATIONS DU GENRE *RHIPSALIS* (CACTACÉES) A MADAGASCAR

par J.-L. GUILLAUMET

Le genre *Rhipsalis* compterait 60 espèces (C. BACKEBERG, 1959, p. 643-682); c'est le seul genre de Cactacées possédant des représentants non américains.

Mais alors qu'en Afrique tropicale [1] et à Ceylan, il semble stable et ne pas sortir de la forêt, à Madagascar les *Rhipsalis* sont très variables et peuvent se trouver dans des milieux divers en particulier sur des rochers secs.

Depuis longtemps l'attention des botanistes avait été attirée par ce fait. A côté du *R. baccifera* (J. S. Mill.) Stearn [2] qui d'Amérique s'étend à travers l'Afrique tropicale et les îles de la Région malgache jusqu'à Ceylan, plusieurs binômes furent créés dont on doit retenir les deux suivants :

R. suareziana Web. décrit d'après un échantillon cultivé au Muséum national d'Histoire naturelle de Paris envoyé par M. RIGAL, de Diégo-Suarez en 1889 (A. WEBER, 1892, p. 425; K. SCHUMANN, 1899, p. 627-628).

R. horrida Bak. nommé d'après des échantillons de R. BARON (J. G. BAKER, 1884, p. 347); cultivée ensuite à Paris cette plante fut nommée provisoirement *R. pilosa* par A. WEBER (1882), puis *R. madagascariensis* (A. WEBER, 1889) avant d'être décrite par cet auteur sous ce nom (A. WEBER, 1892, p. 424; K. SCHUMANN, 1899, p. 626).

Différents botanistes, R. ROLAND-GOSSELIN (1912), N. L. BRITTON et J. N. ROSE (1923), F. VAUPEL (1925), enfin C. BACKEBERG (1929) se penchèrent sur le problème de ces *Rhipsalis*, tentant le plus souvent de les assimiler à des espèces américaines (*R. prismatica* (Lem.) Rümpl. et *R. fasciculata* (Willd.) Haw). Seule l'opinion de C. BACKEBERG doit être

1. En Afrique orientale cependant, la variation semble être plus grande qu'en Afrique occidentale, mais moindre qu'à Madagascar (communication orale de M. J. LAVRANOS, avril 1972).

2. La synonymie de *R. cassutha* Gaertn. (écrit plus tard *R. cassytha*) est très complexe, on la trouvera dans C. BACKEBERG (p. 659). Nommée d'abord *Cassytha baccifera* J. S. Mill. (1771-1777), cette plante doit s'appeler *R. baccifera* (J. S. Mill). Stearn. in Cact. Journ. 7 : 107 (1939). Curieusement C. BACKEBERG semble ignorer ce binôme qui pourtant a été utilisé dans la Flora of the West Tropical Africa de J. HUTCHINSON et J. M. DALZIEL, éd. 2, 1 (2) : 761.

Source : MNHN, Paris

Carte 1. — Le genre **Rhipsalis** à Madagascar.
× **R. baccifera.**
⊗ **R. horrida.**
+ **R. suareziana.**

retenue, qui aussi prudent que F. VAUPEL se refuse à considérer les espèces malgaches comme des simples synonymes d'espèces américaines[1] aussi

1. « Ich schliesse mich daher dem ebenfalls vorsichtigen Vorgehen VAUPELS, der die altweltlichen Arten nicht einfach als Synonyme anführt, an, und nenne sie getrennt bei den jeweiligen Arten, denen sie am nächsten stehen » (p. 648).

Source : MNHN, Paris

longtemps que les descriptions ne seront pas éclaircies par l'étude du matériel vivant [1].

R. baccifera (J. S. Mill.) Stearn et *R. suareziana* Weber sont classés dans le sous-genre *Rhipsalis*, *R. horrida* Bak. dans le sous-genre *Ophiorhipsalis*, caractérisés l'un et l'autre par des rameaux plus ou moins aplatis, mais le second épineux sur les parties âgées. Les deux autres sous-genres ont des rameaux côtelés (*Goniorhipsalis*) ou aplatis (*Phyllorhipsalis*).

Ces trois binômes recouvrent une réalité morphologique certaine et on peut les considérer, dans une première approche, comme les « chefs de file » de trois groupes où il est possible de replacer la plupart des *Rhipsalis* malgaches sans qu'il soit préjugé de leur valeur en tant qu'espèces d'une part, de leur rapport avec des espèces américaines d'autre part.

Les différences portent essentiellement sur les aspects suivants :

— écologie et répartition géographique;
— port, forme, couleur et spinescence des rameaux, forme et couleur des fruits;
— forme des cellules épidermiques.

ÉCOLOGIE ET RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE

Chacun des trois groupes de *Rhipsalis* malgaches a une écologie et une répartition géographique particulière.

R. baccifera. — Généralement épiphyte en forêt du niveau de la mer à 1 700 m environ, altitude qu'il ne semble pas dépasser, il serait donc limité à la forêt dense humide sempervirente de basse et moyenne altitude du Domaine de l'Est. Il est souvent très abondant. On le rencontre moins fréquemment sur les rochers, comme à Nosy Mangabe dans la baie d'Antongil ou dans quelques restes de forêt des Hauts Plateaux et de la falaise.

Les auteurs le signalent comme épiphyte et épilithe, C. Backeberg en donne une très belle image (ph. 623, p. 647) sur des calcaires de Cuba.

R. horrida. — Ce *Rhipsalis* est presque strictement inféodé à la forêt sur sables littoraux de l'Est. Il peut y être très abondant (Fénérive, Mandena...) et, généralement semble exclure le précédent. Il ne remonte que peu en altitude (jusque vers 300 m centre Brickaville et Périnet). Sa localisation coïncide remarquablement avec celle d'une toute autre espèce, *Ophioglossum pendulum*, qui comme lui ne quitte guère la forêt littorale. Dans le fond de la baie d'Antongil, il semble s'effacer devant *R. baccifera;* il existe dans la région de Diégo-Suarez.

En compagnie de M. le Pr G. Mangemot, nous en avons rencontré une forme entièrement terrestre, sur un talus, aux environs de Fort-Dauphin (baie de Lokaro).

R. suareziana. — Ce dernier est strictement rupicole; il croît sur les

1. « Solange die in der Literatur bestehenden Beschreibungsunterschiede nicht endgültig an lebendem Material geklärt sind. » (p. 660).

Source : MNHN, Paris

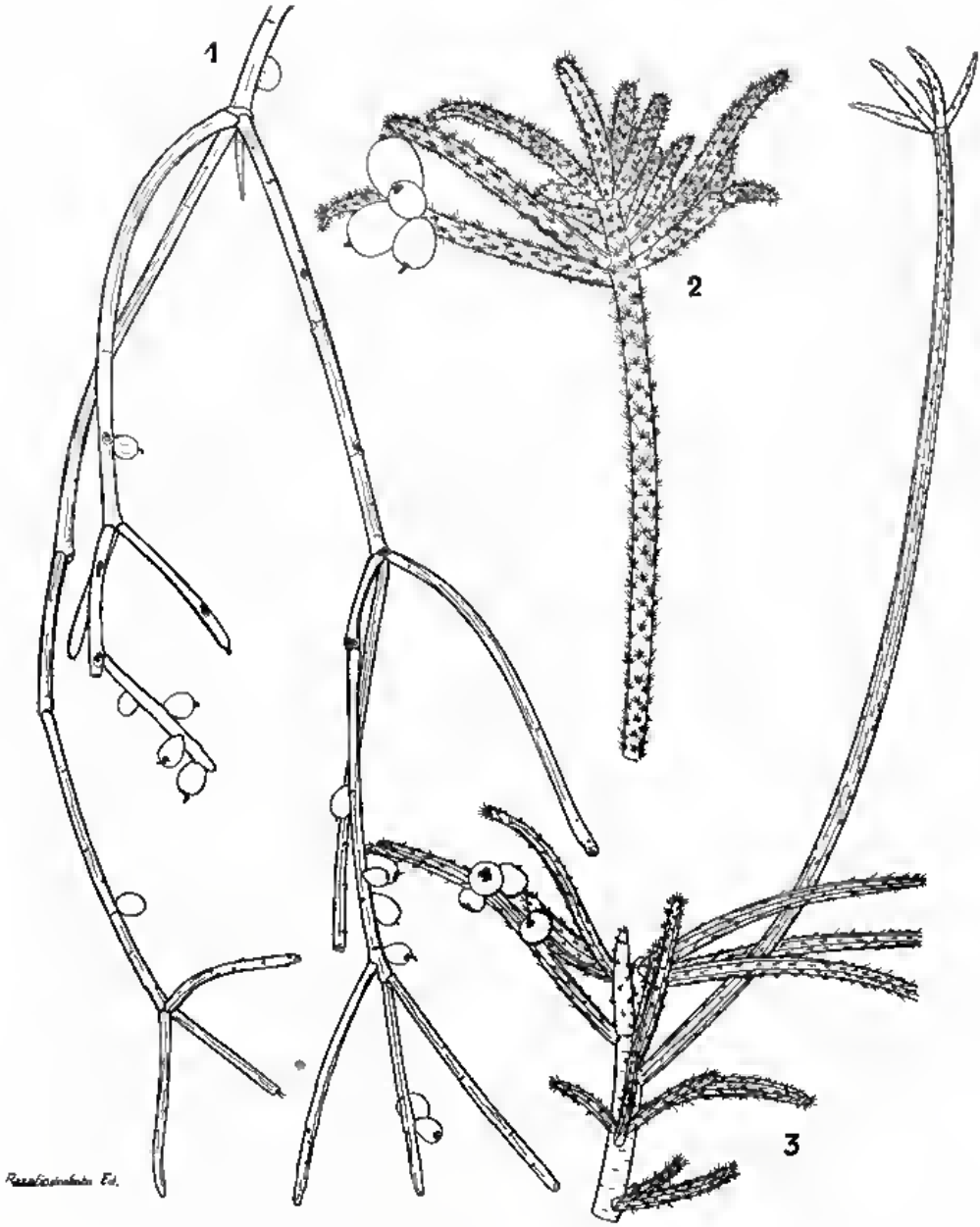


Fig. 1. — Les trois **Rhipsalis** malgaches : **1**, *R. baccifera*; **2**, *R. horrida*; **3**, *R. suareziana*.

rochers secs du Domaine de l'Ouest, dans les endroits les plus ensoleillés où sa teinte rouge est particulièrement vive. Il est assez abondant sur les

Source : MNHN, Paris

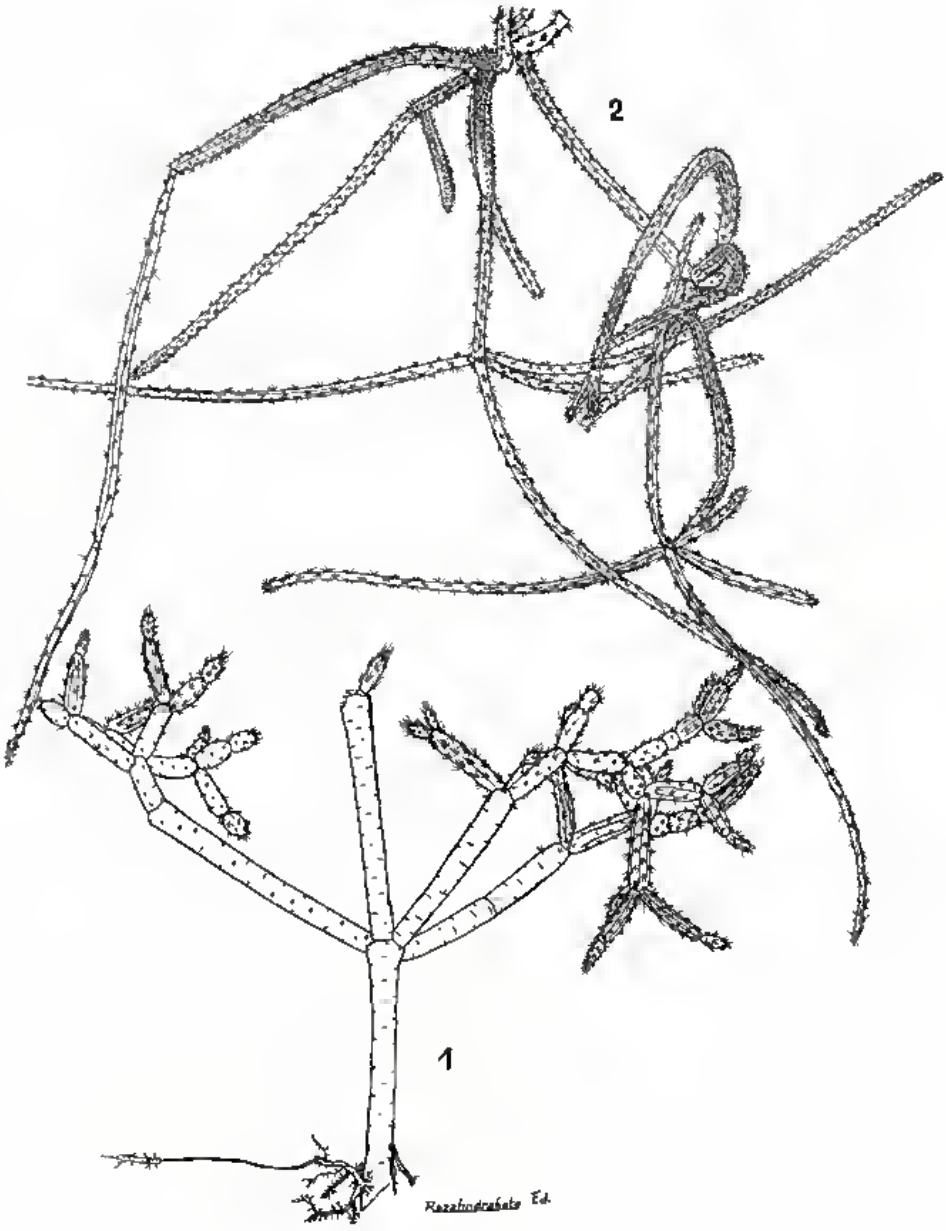


Fig. 2. — **1**, forme épineuse de *R. baccifera*; **2**, forme terrestre de *R. horrida*.

petits massifs rocheux des environs d'Ihosy qui hébergent une végétation à affinités nettement méridionales : *Grewia* spp., *Euphorbia* spp., *Kalanchoe beharensis*... Il serait aussi bien sur granite, que sur calcaires ou gneiss.

Source : MNHN, Paris

Cette espèce a toujours étonné les collecteurs :

« Il est très remarquable que cette espèce [1] se présente à la fois comme épiphyte de la forêt native humide et comme épilithe des rocailles arides du versant occidental » (*H. Humbert 12965*, P, vallée de la Manambolo, bassin du Mandrare). — « Rochers gneissiques dans le bush xérophile, non en épiphyte, mais enraciné » (*H. Humbert 11618*, P, Betroka).

« Jeunes plants à rameaux dressés, cactiformes, creusés en gouttières ou à quatre pans, parsemés de poils spinulescents en étoile. En allongeant, les rameaux deviennent cylindriques, articulés, longuement pendants, ramifiés au sommet, s'allongeant jusqu'à 1 ou même 2 m. Le fruit est vert [2] » (*H. Perrier de la Bâthie 1786*, P, Causses du Kelifely).

COMPARAISONS DE QUELQUES CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES EXTERNES

Les variations dans le second groupe de caractères apparaissent dans le tableau suivant :

	R. baccifera	*R. suareziana*	*R. horrida*
PORT			
Rameaux courts	rares	prédominants	rares
Rameaux allongés tombants	prédominants	rares	prédominants
SECTION DES RAMEAUX	arrondie ou subarrondie	arrondie	arrondie mais avec 8 à 12 côtes faiblement marquées
COULEUR DES RAMEAUX	vert foncé, tendance au rougissement sur les jeunes pousses, les bases des rameaux âgés et les entre-nœuds	orangé-rouge à rouge foncé; pratiquement pas de trace de vert	vert pâle, quelquefois très pâle: jeunes pousses rougeâtres
SPINESCENCE DES RAMEAUX ADULTES	nulle	nulle ou très faible	très marquée
FORME DES FRUITS	allongée	plus large que haute	arrondie
COULEUR DES FRUITS	vert nacré, parfois légèrement teinté de rouge	blanc nacré	rouge nacré

1. H. HUMBERT ne voyait qu'une espèce de *Rhipsalis*, *R. baccifera*, à Madagascar (1959, p. 168).
2. Vraisemblablement immature.

Source : MNHN, Paris

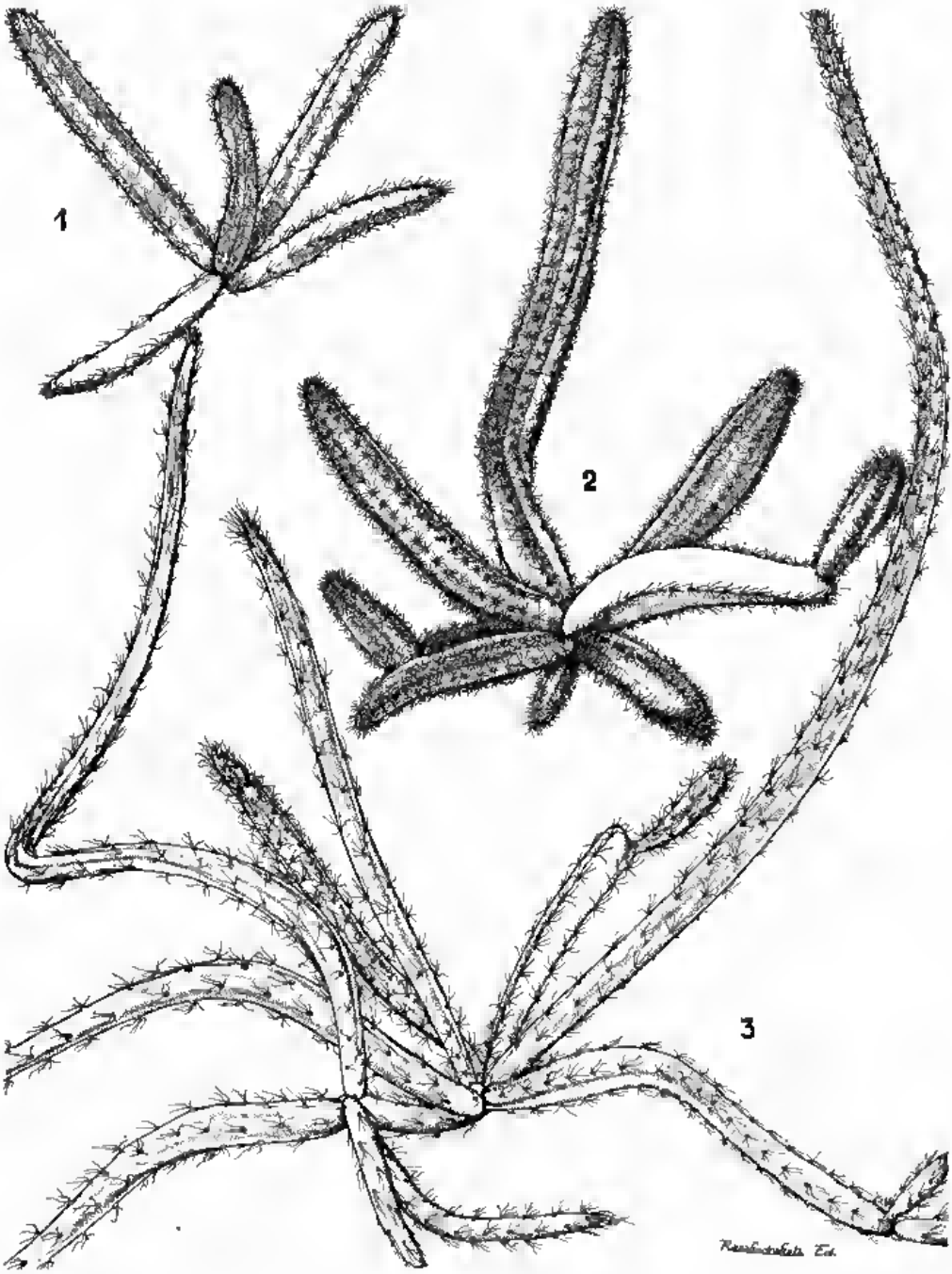


Fig. 3. — Plantules de 1 an : 1, *R. suareziana* ; 2, *R. horrida* ; 3, *R. baccifera*.

Source : MNHN, Paris

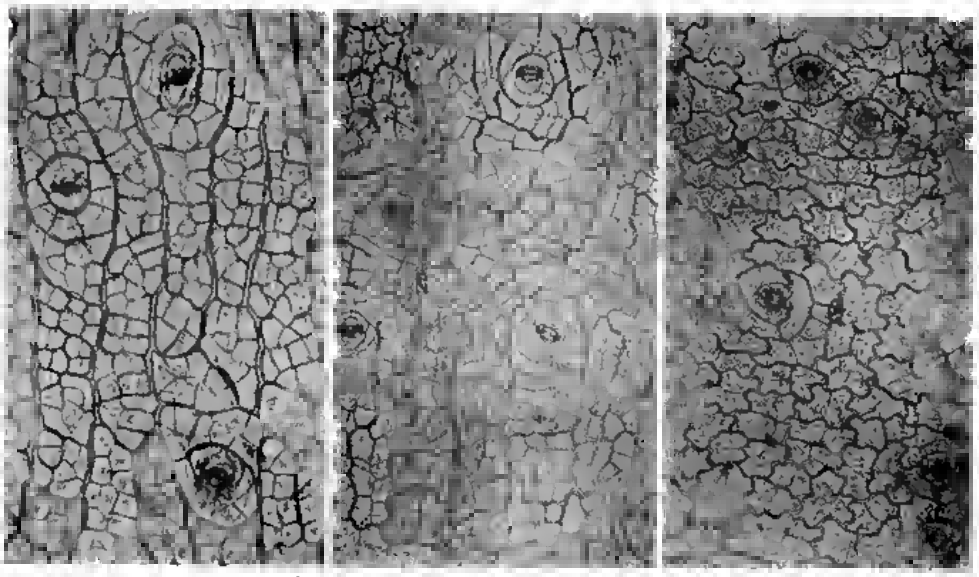


Fig. 4. — Épiderme : de gauche à droite, type 1, 2, 3.

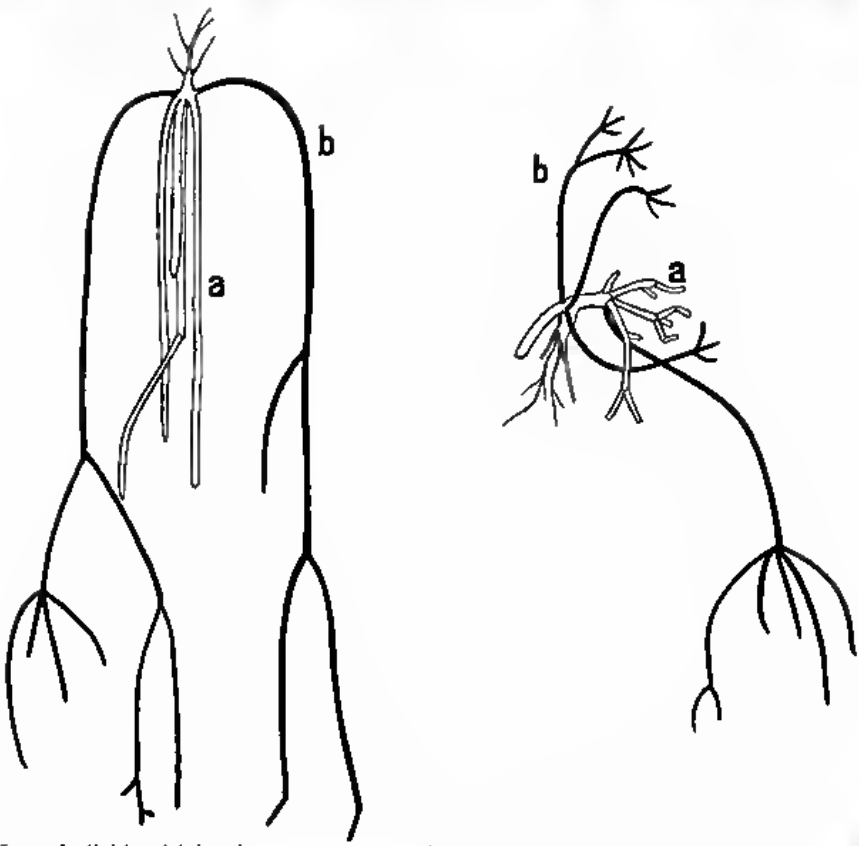


Fig. 5. — Individus hétérogènes : a, rameau de type *horrida ;* b, rameau de type *baccifera*.

Source : MNHN, Paris

Pl. 1. — **R. horrida**, forêt de Tampina. Fénérive.

A l'intérieur de ces trois groupes on pourra encore voir d'importantes variantes :

— *R. baccifera :* spinescence, forme et couleur des fruits (de vert à blanc).

— *R. suareziana :* disposition des rameaux et forme des fruits.

— *R. horrida :* nombre de côtes et forme des fruits.

D'autres organes semblent peu susceptibles de variation en particulier la fleur, par contre les graines sont très variables (ornementation, couleur, forme). Tous ces caractères n'ont pas varié en culture et il ne peut s'agir d'accomodats.

Les germinations ne sont pas distinctes, mais les plantules prennent rapidement un aspect différent (fig. 3) bien que possédant des épines disposées en côtes plus ou moins régulières.

Source : MNHN, Paris

Pl. 2. — R. baccifera, Kianjavato.

ÉPIDERME

La forme des cellules épidermiques, caractère considéré comme important dans la systématique des Cactacées[1], se rapporte dans les *Rhipsalis* malgaches à trois types (fig. 4) :

— Cellules polygonales assez régulières

  — disposées en îlots étroits, allongés dans le sens du rameau et séparés par des cloisons épaisses . . . . *Type 1*

  — disposées moins régulièrement, les îlots étant peu différenciés et séparés par des cloisons légèrement plus épaisses que celles existant entre les cellules. Ces cloisons affectent des formes moins rectilignes . . . . . *Type 2*

— Cellules en pièces de « puzzles ». Absence d'îlots . . . . . *Type 3*

1. « According to WEINGART (1914) and KUMMER (1918) it is sometimes possible to distinguish closely related species of *Cactaceae* by microscopical differences in the epidermal cells, stomata and parenchyme ». C. R. METCALFE et L. CHALK 1 : 699 (1957).

Source : MNHN, Paris

Pl. 3. — En haut : **R. suaregiana** en culture; en bas : Pied hétérogène : rameaux courts et épineux (épiderme de type 3) de **R. horrida**, rameaux longs et glabres (épiderme de type 1) de **R. baccifera**.

Il y a corrélation absolue entre les caractères morphologiques groupés dans le tableau précédent et la forme des cellules épidermiques : type 1 = *R. baccifera;* type 2 = *R. suareziana;* type 3 = *R. horrida.*

Tout semble donc parfaitement simple et, aux variantes de détail près, la distinction des 3 unités taxonomiques paraît bien fondée.

Source : MNHN, Paris

DISCUSSION

Les choses se compliquent si on examine soigneusement les premiers stades de développement et certains individus de la région orientale de basse altitude :

— les plantules issues des graines des trois *Rhipsalis* ont toutes un épiderme de type 3, alors que morphologiquement elles sont dissemblables;

— des individus portent des rameaux présentant tous les caractères végétatifs de *R. baccifera* et d'autres ceux de *R. horrida* (fig. 5).

L'interprétation de ces faits n'est pas simple, elle ne pourra être définitive qu'en continuant les cultures, en particulier celle des individus hétérogènes, pour connaître le devenir des rameaux du type *baccifera* et ceux du type *horrida* et en observant des cycles complets de la graine au fruit.

Dés maintenant nous sommes amenés à mettre en doute la valeur des caractéres utilisés en particulier ceux relatifs aux épidermes.

Spinescence et rameaux polygonaux apparaissent comme caractéristiques des formes de jeunesse, *R. horrida* les conserverait dans la forme adulte (capable de se reproduire), *R. baccifera* et *R. suareziana* les perdraient. Ce dernier serait plus « évolué » que le précédent, il ne montre pas d'individus hétérogénes et est sorti de la forêt dense humide.

On ne peut encore décider de la valeur taxonomique des trois *Rhipsalis* malgaches, ni de leur parenté avec les espéces américaines. J'aurais tendance á penser qu'elles sont issues par différenciation sur place de *R. baccifera*, différenciation secondaire dont on retrouve d'autres exemples à Madagascar.

Les recherches ultérieures devront porter principalement sur la comparaison avec les espèces américaines, l'étude complète du développement et les rapports entre les trois taxons actuellement décrits.

Je remercie Mlle Y. Veyret à qui sont dues les photographies d'épiderme, M. E. Razafindrakoto pour les dessins et tout particulièrement Mme A. Le Thomas pour ses judicieux conseils.

BIBLIOGRAPHIE

Backeberg, C. — Die Cactaceae — Handbuch der Kakteenkunde, Band II, *Cereoideae :* 643-682, Jena (1959).

Berger. — Monatsschrift für Kakteenkunde (1920).

Britton, N. L. et Rose, J. N. — The *Cactaceae*. Descriptions and illustrations of plants of the *Cactus* family. The Carnegie Inst., Washington 4 : 219-247 (1923).

Humbert, H. — Origines présumées et affinités de la flore de Madagascar. Mém. Inst. Sc. Mad. 9, sér. B : 149-188 (1959).

Kummer, F. — Beiträge zur Anatomie und Systematik der Rhipsalideen. Thesis, Tübinge : 55 (1918) (Just's Iber., Pt. 2, 75, 1921).

Metcalfe, C. R. et Chalk, L. — Anatomy of the Dicotyledons, ed. 2, 1. *Cactaceae :* 698-706, Oxford, Clarendon Press (1957).

Roland-Gosselin, R. — Les *Rhipsalis* découverts en Afrique sont-ils indigènes? Bull. Soc. Bot. Fr. : 97-102 (1912).

Schumann, K. — Gesamtbeschreibung der Kakteen. Neumann. 832 p. (1899).

Vaupel, F. — Die Kakteen, 1, Berlin, 96 p. (1925).

Source : MNHN, Paris

WEBER, A. — Catalogus Rebutianus, Paris (1882).
— Index seminum horti parisiense, Paris (1889).
— Cactées nouvelles du genre *Rhipsalis*. Rev. hort. : 424-429 (1892).
WEINGART, W. — Series of articles on new species of *Cactaceae*. Mschr. Kakteenk. **24**, 72-8, 81-4, 123-7 (1914) (Just's Iber, Pt. 1, 520, 1915).

O.R.S.T.O.M.
TANANARIVE (Madagascar).

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

ADANSONIA, ser. 2, 12 (3) : 447-452. 1972.

REMARQUES SUR LA VÉGÉTATION DES ENVIRONS DE TULÉAR
(Sud-Ouest malgache)

IV : MODÈLES DE RAMIFICATION ET SURFACE FOLIAIRE

par M. THOMASSON

RÉSUMÉ : La répartition quantitative des modèles de ramification semble être en rapport avec la nature du sol. A chaque modèle de ramification correspond une certaine valeur moyenne de la superficie foliaire, d'autant plus faible que le végétal est plus ramifié ou a des rameaux en zig-zag.

SUMMARY : Frequency distribution of branching models seems to vary with soil nature. To each branching model corresponds a statistic value of leaf area which decreases in correlation with branching density and zigzag branches differentiation.

Nous avons récemment décrit six modèles de ramification des rameaux chez les végétaux ligneux des environs de Tuléar **(3)**. Nous signalions à ce sujet l'intérêt qu'il y aurait à connaître leurs quantités relatives dans la végétation du Sud-Ouest malgache. C'est là l'un des objets du présent travail, l'autre point ayant retenu ici notre attention étant l'existence d'éventuels rapports entre superficie foliaire et modèles de ramification.

RÉPARTITION QUANTITATIVE DES MODÈLES DE RAMIFICATION

Pour les quatre localités dont nous avons entrepris l'étude **(1)**, nous avons évalué les quantités relatives de chacun de nos modèles et exprimé les résultats en pourcentages dans le tableau A. Les diagrammes de la planche 1 représentent graphiquement ces résultats.

D'une manière très générale, les modèles sympodiaux sont faiblement représentés (valeur maximum, 20,4 %) par rapport aux modèles monopodiaux (valeur minimum, 79,5 %). En particulier, les modèles S_2 et S_3 semblent fort rares. Parmi les modèles monopodiaux, c'est le modèle M_3 dont la fréquence est la plus élevée (de 35 à 62,5 %), alors que le modèle M_2 est le moins répandu (de 6 à 17 %). Les modèles monopodiaux à rameaux en zig-zag (Mz) sont relativement fréquents (de 14,5 à 24,5 %); deux d'entre eux sont rarement réalisés, les modèles Mz_1 et Mz_2.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU A

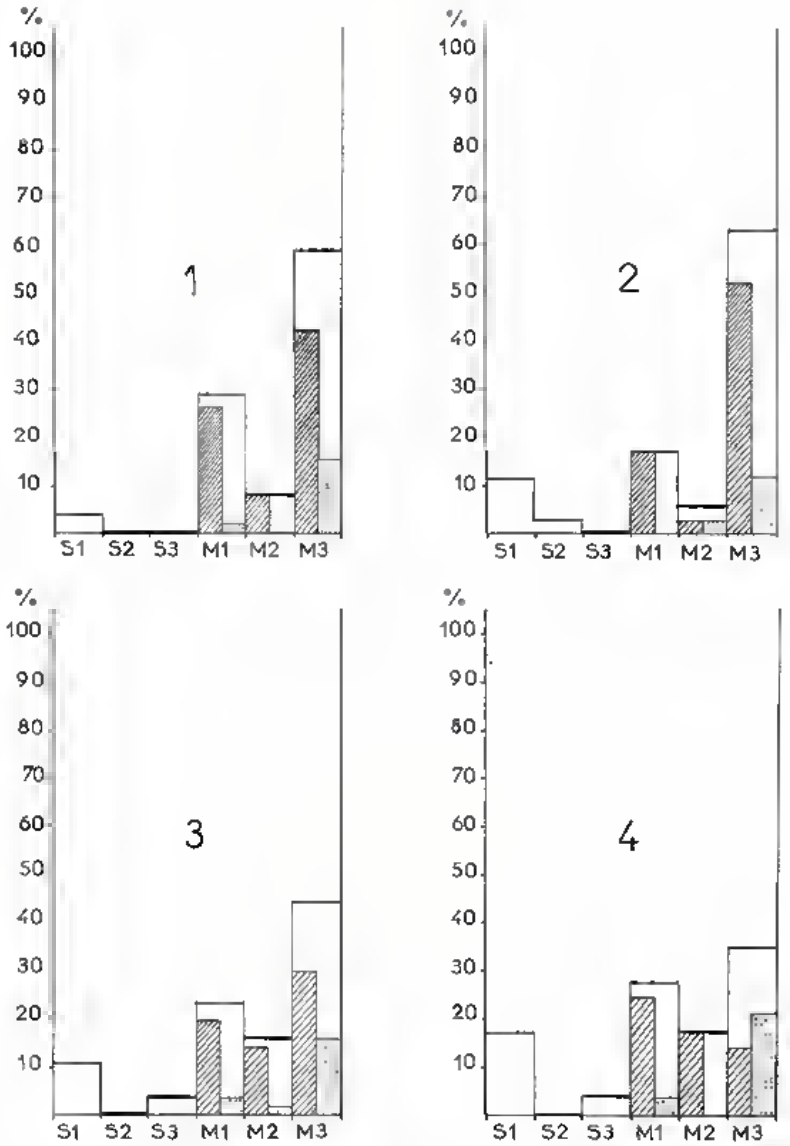
	COULOIR D'ITAMBONO	DUNE LITTORALE	ENVIRONS DE MIARY	SARODRANO
S_1	4 %	11,5 %	11 %	17 %
S_2	—	3 %	—	—
S_3	—	—	4 %	3,5 %
Md_1	27 %	17 %	19 %	24 %
Mz_1	2 %	—	4 %	3,5 %
Md_2	8 %	3 %	14 %	17 %
Mz_2	—	3 %	2 %	—
Md_3	43 %	51 %	30 %	14 %
Mz_3	16 %	11,5 %	16 %	21 %

Quelle que soit la localité, le modèle M_3 est le mieux représenté. Quoi de plus naturel que sa dominance dans la végétation du Sud-Ouest malgache où la forme buisson est prépondérante, si on songe que c'est l'un de nos modèles le plus apte à réaliser le port buissonnant? Les autres modèles dont nous avons admis l'aptitude à réaliser le port buissonnant (3), à savoir les modèles S_2, S_3, Mz_1, M_2, quoique plus rares, sont néanmoins présents dans d'appréciables quantités, s'observant chez 8 à 24 p. 100 des végétaux ligneux.

Si maintenant nous examinons les distributions de fréquence de nos modèles pour chaque localité, certaines différences peuvent être mises en évidence. En ce qui concerne la végétation des environs de Miary et de Sarodrano, on observe 15 à 20 p. 100 de modèles sympodiaux, 16 à 17 p. 100 de modèles M_2, moins de 50 p. 100 de modèles M_3. Dans le couloir d'Itambono et sur la dune littorale, il existe seulement de 5 à 14 p. 100 de modèles sympodiaux et de 6 à 8 p. 100 de modèles M_2; par contre, le modèle M_3 est bien représenté avec plus de 40 p. 100. Les modèles Mz semblent moins fréquents dans la végétation du couloir d'Itambono et de la dune littorale (14,5 et 18 %) que dans la végétation de Sarodrano et des environs de Miary (22 et 24,5 %). Nous pensons devoir rapporter de telles différences à la nature du sol. La végétation sur terrain calcaire pourrait donc être caractérisée par rapport à la végétation sur terrain sableux selon ce critère (tabl. B).

De la même manière, on peut constater certaines divergences entre les distributions de fréquences de nos modèles relatives aux deux localités sur sables : alors qu'il n'y a que 4 p. 100 de plantes qu'on puisse ranger

Source : MNHN, Paris



Pl. 1. — Diagrammes représentatifs de la distribution de fréquence des modèles de ramification. Pour chaque modèle monopodial ont été représentées les proportions de modèles à rameaux rectilignes (zones hachurées) et de modèles à rameaux en zig-zag (zones pointillées). — **1**, couloir d'Itambono (Sables roux alluviaux); **2**, dune littorale (Sable blanc corallien); **3**, environs de Miary (Calcaire); **4**. Sarodrano (Calcaire).

dans le modèle S_1 parmi les végétaux récoltés dans le couloir d'Itambono (sables roux alluviaux), on en observe 11,5 p. 100 chez les végétaux récoltés sur la dune littorale (sable blanc corallien); de même 17 p. 100 seulement des végétaux réalisent le modèle Md_1 sur la dune littorale, contre 27 p. 100 dans le couloir d'Itambono. Au sujet de ces divergences, il convient de

Source : MNHN, Paris

TABLEAU B

	CALCAIRE	SABLES
Modèle S	bien représentés > 15 %	peu représentés < 15 %
Modèles M_2	bien représentés > 15 %	peu représentés < 15 %
Modèles M_3	peu représentés < 50 %	bien représentés > 50 %
Modèles Mz	bien représentés > 20 %	peu représentés < 20 %

rappeler que le pourcentage de plantes à rameaux courts est plus élevé dans la végétation de la dune littorale avec 48,5 p. 100 que dans celle du couloir d'Itambono avec 33 p. 100 (2).

RAPPORT SUPERFICIE FOLIAIRE - MODÈLES DE RAMIFICATION

Une corrélation étroite ayant été montrée entre présence-absence de rameaux courts (ou densité de ramification) et surface foliaire (2), il était tout naturel de s'interroger sur les rapports éventuels entre modèles de ramification et surface foliaire, la définition de nos modèles faisant intervenir, entre autres caractères, la densité de ramification et la présence (ou l'absence) de rameaux courts.

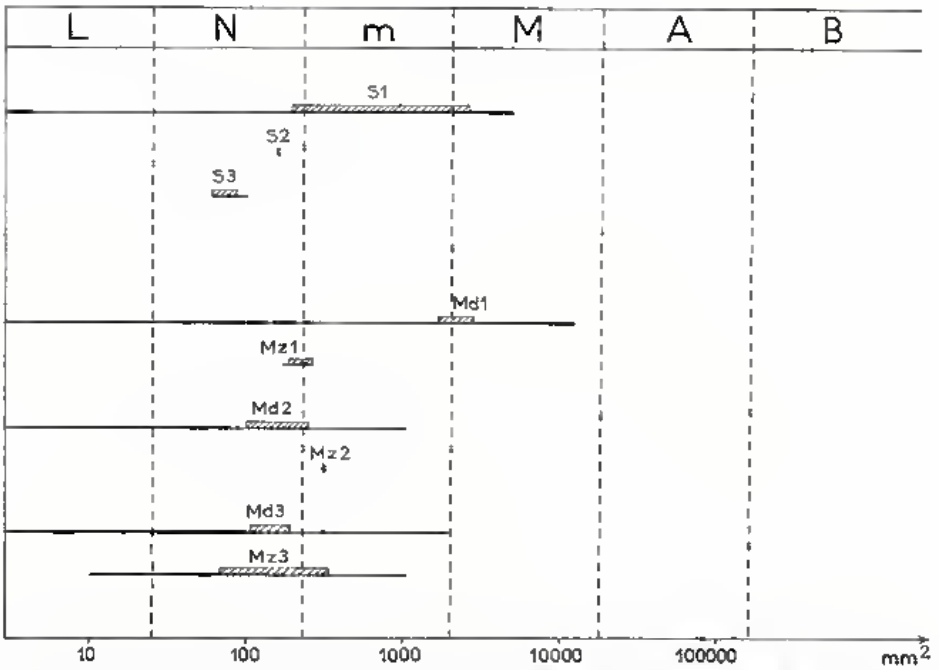
Nous avons donc évalué la surface foliaire moyenne correspondant à chacun de nos modèles. Les résultats, exprimés en mm^2, sont consignés dans le tableau C, leur représentation schématique étant donnée sur la planche 2.

Parmi les modèles sympodiaux, le modèle S_1 est réalisé statistiquement principalement chez les plantes à microphylles [1], alors que les modèles S_2 et S_3 se rencontrent exclusivement dans notre flore, chez les plantes à nanophylles. Le diagramme montre une diminution de la surface foliaire moyenne du modèle S_1 au modèle S_2 et au modèle S_3, diminution corrélative de l'acquisition d'une densité de ramification de faible valeur.

Parmi les modèles monopodiaux, le modèle Md_1 se trouve réalisé dans notre flore par les plantes à microphylles et à mésophylles, et plus précisément par les plantes dont la superficie foliaire correspond aux limites supérieure de la classe des microphylles et inférieure de la classe des mésophylles. Les modèles Mz_1, Md_2, Mz_2, Md_3 et Mz_3 se rencontrent chez des plantes à feuilles beaucoup plus petites en moyenne, principalement des nanophylles et de petites microphylles. La diminution de la surface foliaire moyenne du modèle Md_1 aux autres modèles monopodiaux

1. Au sens que nous avons précédemment défini (THOMASSON, 1971).

Source : MNHN, Paris



Pl. 2. — Représentation schématique des rapports superficie foliaire - modes de ramification. En trait plein, amplitude totale observée de variation de la surface foliaire pour le modèle considéré; les zones hachurées correspondent à l'amplitude de variation de la moyenne des surfaces foliaires pour chaque modèle. (L : leptophylles; N : nanophylles; m : microphylles; M : mésophylles; A : macrophylles; B : mégaphylles.)

TABLEAU C

	COULOIR D'ITAMBONO	DUNE LITTORALE	ENVIRONS DE MIARY	SARODRANO	AMPLITUDE DE VARIATION DE LA SURFACE FOLIAIRE
S_1	2 690	197	780	560	0-5 000
S_2	—	160	—	—	160
S_3	—	—	85	60	60-100
Md_1	2 783	2 373	1 713	2 293	0-12 500
Mz_1	250	—	185	200	170-250
Md_2	245	100	226	158	0-1 000
Mz_2	—	300	300	—	300
Md_3	124	193	193	107	0-2 000
Mz_3	173	334	175	67	10-1 000

Source : MNHN, Paris

n'est pas seulement due à l'acquisition d'une densité de ramification de faible valeur; la différenciation du rameau monopodial en zig-zag joue ici un rôle au moins aussi important.

Il est généralement admis de considérer la diminution de la superficie foliaire comme un caractère adaptatif à la xérophilie. Nous considérerons les plantes à feuilles de dimensions réduites comme les mieux adaptées aux conditions de milieu du Sud-Ouest malgache. En conséquence, une faible valeur de la densité de ramification et la différenciation du rameau en zig-zag seraient deux caractères adaptatifs des végétaux à la xérophilie, leur présence étant corrélative d'une faible valeur de la surface foliaire. Nous sommes donc conduit à considérer certains de nos modèles comme les mieux adaptés aux conditions mésologiques du Sud-Ouest malgache, à savoir les modèles S_2 (structure en zig-zag), S_3 (structure en zig-zag et densité de ramification égale à 1), Mz_1, Md_2, Mz_2, Md_3 et Mz_3. Dans ce sens, l'étude de la distribution de fréquence de nos modèles dans la végétation de milieux plus humides pourrait se révéler fort intéressante.

Bibliographie

(1) Thomasson, M. — Remarques sur la végétation des environs de Tuléar. I. Spectres biologiques foliaires. Bull. Soc. Bot. France **118** (1971), sous presse.

(2) — Remarques sur la végétation des environs de Tuléar. II. Superficie foliaire et ramification chez les végétaux ligneux. *Candollea*, **27**,1 : 7-13 (1972).

(3) — Remarques sur la végétation des environs de Tuléar. III. Modes de ramification des végétaux ligneux. Bull. Soc. Bot. France **119** (1972), sous presse.

Tananarive (Madagascar)
et Équipe de Morphologie I,
Université de Paris-VI
1, rue Guy-de-la-Brosse — Paris-Ve.

Source : MNHN, Paris

ADANSONIA, ser. 2, **12** (3) : 453-460. 1972.

REMARQUES SUR L'*EUPHORBIA STENOCLADA* BAILL.

par G. THOMASSON

RÉSUMÉ : Certains aspects morphologiques de l'*Euphorbia stenoclada* Baill. sont étudiés, concernant le port, les feuilles, les épines, l'inflorescence. Le problème du polymorphisme de l'espèce est posé.

SUMMARY : About some morphological aspects of *Euphorbia stenoclada* Baill.: its port, its leaves, its spines and its inflorescence are studied. The problem of the polymorphism of the species is asked.

Parmi les Euphorbes malgaches dites « Coralliformes » (J. LEANDRI, 1952-1953), l'*Euphorbia stenoclada* Baill. tient une place particulière en raison de la spinescence de son appareil végétatif. Dans sa diagnose, H. BAILLON (1887) mentionnait en effet chez *Euphorbia stenoclada* sp. nov. « ramis crebris intricatis pennae anserinae crassitudine, hinc inde spinis rigidis longe conicis armatis ». La valeur de ces épines a été par la suite différemment interprétée par divers auteurs. Par ailleurs, comme toutes les Euphorbes coralliformes, cette espèce n'est pas aphylle : au niveau inflorescentiel elle comporte des feuilles réduites, apparaissant de façon fugace lors de la floraison, et au niveau végétatif des feuilles inhibées et ne dépassant guère le stade méristématique, mais pouvant se développer dans des conditions exceptionnelles d'humidité mésologique.

RÉPARTITION

Euphorbia stenoclada Baill. a son aire de répartition dans l'Ouest et le Sud de la région occidentale (cf. carte de végétation de H. HUMBERT, 1955), à climat semi-aride. On le trouve plus particulièrement dans la zone côtière Sud-Ouest, sur des terrains sableux et calcaires, jusqu'à une distance n'excédant que rarement 50 km de la mer. Des peuplements denses, quasi purs, se rencontrent sur les dunes côtières, tandis que le nombre d'individus va diminuant sur le plateau calcaire et les sables roux au fur et à mesure que l'on s'éloigne de la mer, pour se raréfier et disparaître lorsqu'on atteint les terrains métamorphiques. La localisation de cette espèce semble donc être liée, non seulement au climat, mais encore à la nature du sol.

Source : MNHN, Paris

L'APPAREIL VÉGÉTATIF

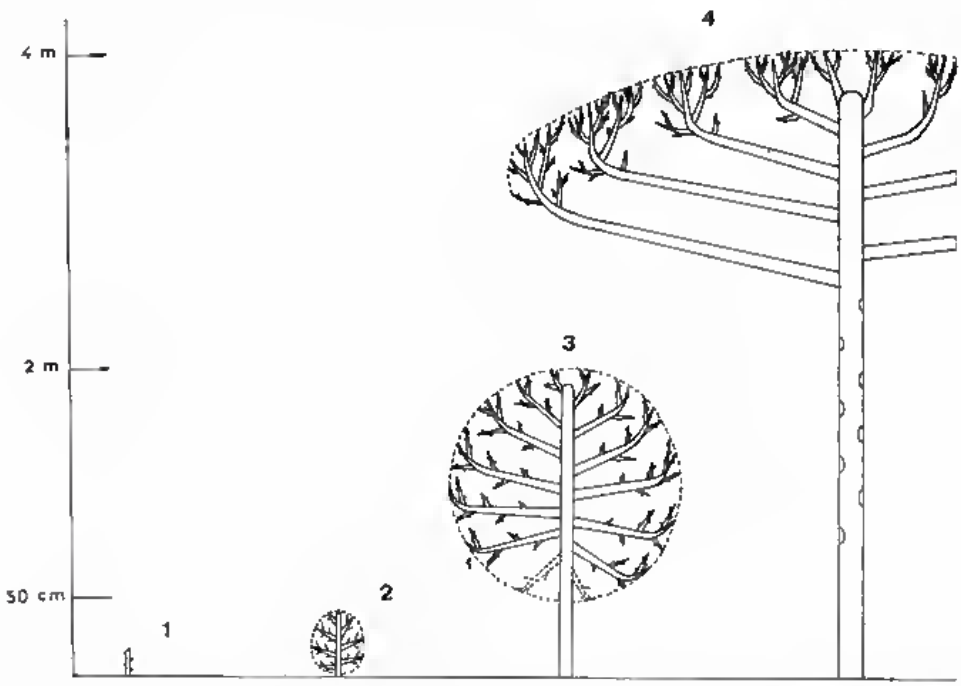
Le port.

Euphorbia stenoclada Baill. est un petit arbre à port de « pin parasol » pouvant atteindre 4-5 m à l'état adulte. Nous avons pu observer les stades successifs de l'élaboration de ce port depuis la germination. La croissance de cette espèce étant extrêmement lente, nous avons étudié sur le terrain l'architecture de différents individus en fonction de leur taille.

Stade 1. — Les germinations (observées sur dune littorale) : plantules herbacées de 8-10 cm (radicule comprise) typiques des Dicotylédones; cotylédons arrondis foliacés de 6-7 mm de long.

Stade 2 (fig. 1). — 10-20 cm (tige 5 cm, racine 15 cm); premières ramifications : axes secondaires épineux, plagiotropes et apparaissant régulièrement selon 3 hélices, suivant la phyllotaxie de la feuille axillante, elle-même réduite à un petit bourrelet; le « tronc » est différencié, charnu, déjà lignifié.

Stade 3 (fig. 2 et 3). — Le jeune tronc mesure 30 à 40 cm, les « branches » sont ramifiées. Nous n'avons pu observer l'appareil souterrain dans sa



Pl. 1. — **1**, stade 2: port de la jeune plantule (axe principal orthotrope et début de ramification secondaire épineuse); **2**, stade 3; début d'élaboration du port en boule, les rameaux secondaires épineux les plus récents commencent à se redresser; **3**, fin du stade 3; le port en boule est réalisé, les rameaux terminaux sont orthotropes, les autres rameaux disparaissent par élagage naturel; **4**, stade 4; port en pin parasol; seules persistent les ramifications secondaires du tiers supérieur du tronc; les rameaux terminaux sont orthotropes, les autres rameaux disparaissent par élagage naturel.

Source : MNHN, Paris

totalité : en effet, la racine principale s'allonge démesurément afin de pouvoir atteindre la nappe phréatique située souvent plusieurs mètres au-dessous de la surface du sol; les racines secondaires se ramifient abondamment et de façon superficielle. Nous n'avons pas observé de tubérisation. La partie aérienne s'organise alors pour donner un port « en boule » : l'extrémité des axes secondaires se redresse quelque peu, les axes les plus récents étant orthotropes dans leur quasi-totalité. L'apex de l'axe primaire fonctionne dès lors de façon très ralentie, comme s'il était inhibé par le développement actif des rameaux secondaires.

Vers la fin de ce stade (2 m de hauteur en moyenne), les axes secondaires les plus anciens deviennent décombants, vraisemblablement sous l'effet de la pesanteur et par sénilité, puis se dessèchent et tombent.

Stade 4 (fig. 4). — Le port en « pin parsol » est réalisé. Seules persistent les ramifications latérales du tiers supérieur du tronc : leur partie proximale, plagiotrope, est d'autant plus développée qu'elles sont plus anciennes, leur partie distale étant orthotrope.

Chaque branche se comporte comme la plante entière au stade 3, différenciant des ramifications latérales lui conférant une extrémité en boule, sa base se dénudant par élagage naturel.

Les feuilles.

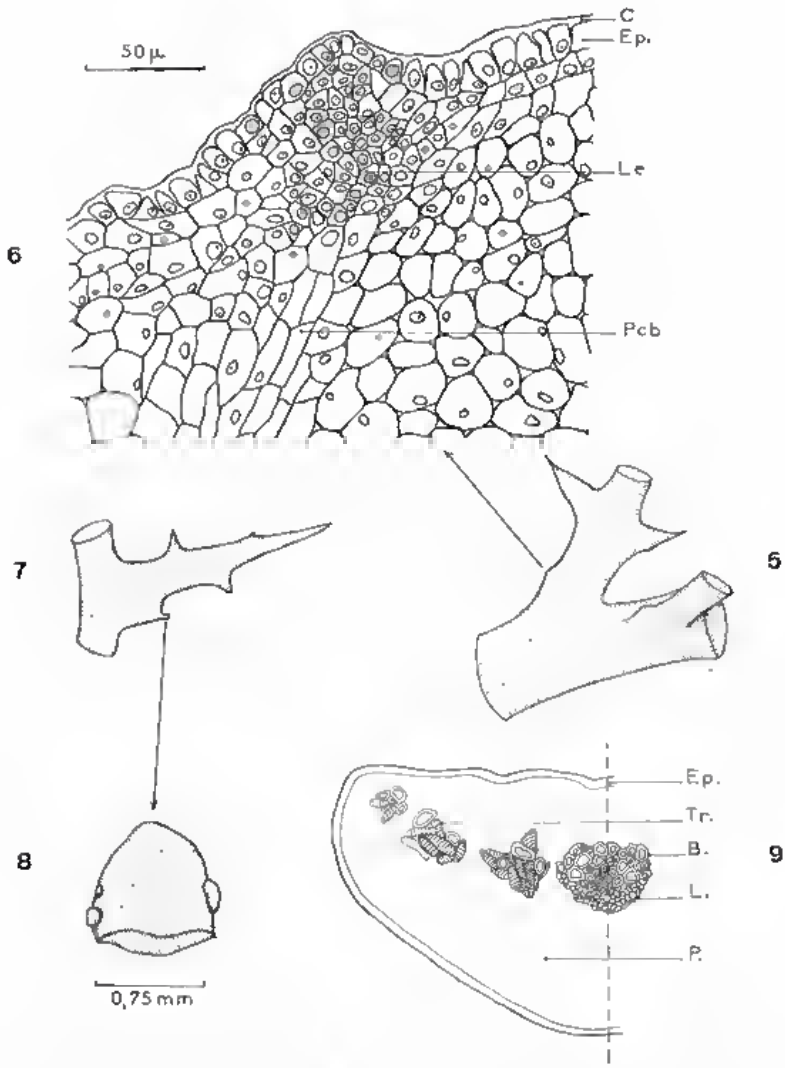
Différents auteurs, H. Baillon (1887), J. Costantin et I. Gallaud (1905), H. Poisson (1912), M. Denis (1921), J. Leandri (1935) considèrent *Euphorbia stenoclada* Baill. comme aphylle. Tel est apparemment l'aspect de la plante à diverses époques de l'année, en dehors de la saison pluvieuse notamment. La feuille n'est extériorisée que par un petit mamelon. Les coupes à ce niveau montrent un massif méristématique prolongé par quelques cellules procambiales en direction du cylindre central du rameau. Nous interprétons ces massifs méristématiques comme une feuille non développée (fig. 5 et 6).

Toutefois des feuilles de taille réduite (environ 1 mm), très fugaces, existent toujours au niveau inflorescentiel juste avant les premières pluies (novembre-décembre). Dans certaines conditions exceptionnelles d'humidité, des feuilles d'aspect identique peuvent se former à certains niveaux de l'appareil végétatif; nous en avons ainsi observé d'une part sur un individu cultivé en serre au Muséum d'Histoire naturelle de Paris, et dont elles axillaient les rameaux épineux (fig. 7), d'autre part sur tous les rameaux terminaux de plusieurs individus inermes après une saison particulièrement pluvieuse (pays Mahafaly, pont de la rivière Sakamena, mars 1972).

Le limbe se présente sous la forme d'une écaille charnue sans nervure visible et portant de part et d'autre de sa base un petit bourrelet correspondant aux stipules (fig. 8).

En coupe transversale (fig. 9), on distingue la nervure centrale faiblement lignifiée, accompagnée latéralement de massifs de trachéides correspondant aux nervures secondaires. Dans la partie basale de ce limbe (épipo-

Source : MNHN, Paris



Pl. 2. — 5, fragment de rameau épineux montrant son mamelon basal; 6, coupe transversale de ce mamelon à valeur de feuille axillante du rameau (C, cuticule; Ep, épiderme; Le, limbe embryonnaire; Pcb, procambium); 7, fragment de rameau épineux montrant sa feuille axillante développée; 8, feuille axillante munie de ses stipules; 9, coupe transversale de la feuille axillante montrant le faisceau central différencié (B, bois; L, liber) et les nervures secondaires à l'état de trachéides (Tr). P, Parenchyme; Ep, épiderme.

dium) ces différents vaisseaux plus ou moins complètement lignifiés s'anastomosent pour donner un faisceau unique correspondant au pétiole (mésopodium) qui est la partie distale du renflement externe portant le limbe. Par éclaircissement, nous avons pu suivre la marche du faisceau, du pétiole au cylindre central de la tige : très vite, deux faisceaux latéraux L1 et L2 s'écartent du faisceau médian et cheminent parallèlement à lui dans le

Source : MNHN, Paris

renflement basal, puis dans la tige dont ils rejoignent le faisceau central. Cette partie à trois faisceaux représente la base foliaire ou hypopodium. Il s'agit donc d'une feuille complète dont les trois parties, épipodium, mésopodium et hypopodium sont représentées.

LES ÉPINES.

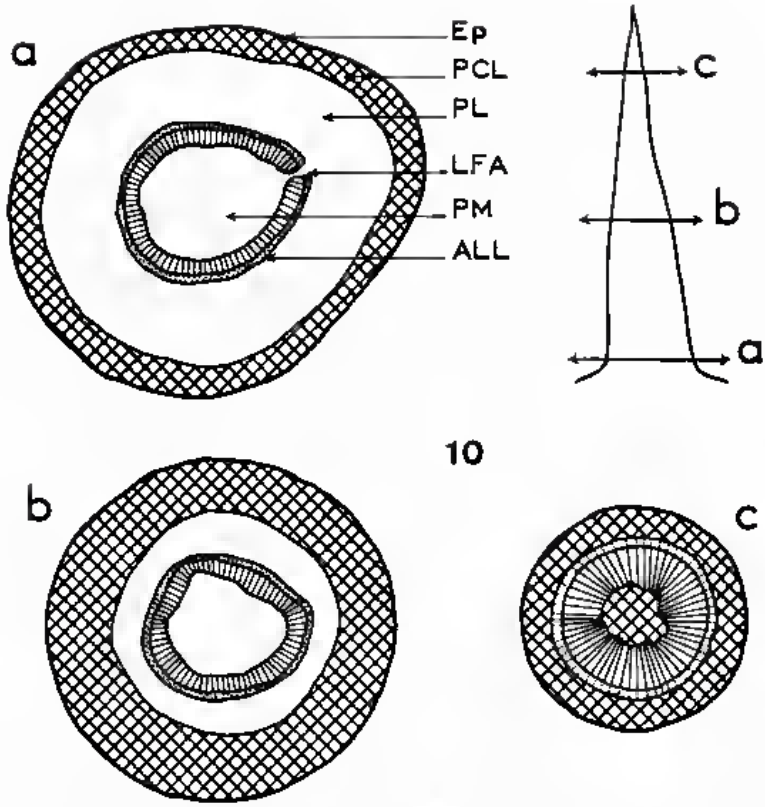
H. BAILLON (1887) signalait la présence d'épines chez *Euphorbia stenoclada* Baill. E. DRAKE (1899) les considérait comme des « rameaux avortés, transformés en gros aiguillons », ou des « pédoncules florifères avortés ». Toujours sur une simple observation de morphologie externe, J. COSTANTIN et I. GALLAUD (1905) conféraient à ces épines « la valeur morphologique d'une tige »; H. POISSON (1912) et M. DENIS (1921) en arrivaient à la même conclusion. Toutefois J. LEANDRI (1934, 1943, 1966), suivant le même procédé, pense qu'il s'agit « de simples excroissances du rameau », donc d'émergences. Nous nous sommes proposés, par l'anatomie et la morphologie, de préciser chez cette Euphorbe la nature exacte des épines. Ces dernières ne sont pas disposées au hasard sur la tige, mais suivent un ordre précis déterminé par la phyllotaxie de la plante; leur disposition « double » celle des feuilles. D'autre part, à la base des épines de première importance existent, non seulement la feuille axillante, mais encore deux préfeuilles β et α.

De ces simples observations, nous pouvons déjà émettre l'hypothèse d'une analogie de structure entre les rameaux normaux et celle des épines, les uns et les autres étant axillés de la même façon par une feuille. L'anatomie de ces épines permet de confirmer et de préciser leur nature exacte.

En coupe transversale (fig. 10 a, b, c), la caractéristique essentielle est l'anneau libéroligneux circulaire de structure identique à celle du rameau principal : il s'agit réellement d'une tige. Il est cependant intéressant de remarquer que la croissance de ce rameau, contrairement à celle du rameau principal, est limitée.

De la base au sommet, les coupes transversales de ce rameau court montrent une augmentation progressive de la lignification (test à la phloroglucine chlorhydrique) avec diminution de la moelle. Ainsi en (a) voit-on une moelle importante entourée de l'anneau libéroligneux secondaire; l'écorce, très épaisse, montre un parenchyme lacuneux volumineux lignifié à sa partie externe, cette dernière recouverte par l'épiderme à cuticule cireuse épaisse. En (b), — ainsi que dans le reste de l'épine, — le diamètre de l'anneau libéro-ligneux reste constant. Le parenchyme lacuneux diminue tandis que le parenchyme lignifié prend de plus en plus d'importance. En (c) la moelle n'occupe plus qu'une place très restreinte alors que le bois s'est considérablement épaissi. Le liber a aussi légèrement augmenté. Le parenchyme lacuneux a complètement disparu et seule subsiste une bande de parenchyme lignifié. La partie distale de l'épine n'est plus constituée que de l'anneau libéro-ligneux enfermant quelques cellules médullaires faiblement lignifiées, et entouré d'un manchon cortical lignifié recouvert de l'épiderme fortement cutinisé.

Source : MNHN, Paris



Pl. 3. — **10**, coupes transversales d'une épine à différents niveaux, montrant sa structure de tige (Ep, épiderme; PCL, parenchyme cortical lignifié; PL, parenchyme lacuneux cortical; LFA, lacune de la feuille axillante; PM, parenchyme médullaire; ALL, anneau libéro-ligneux).

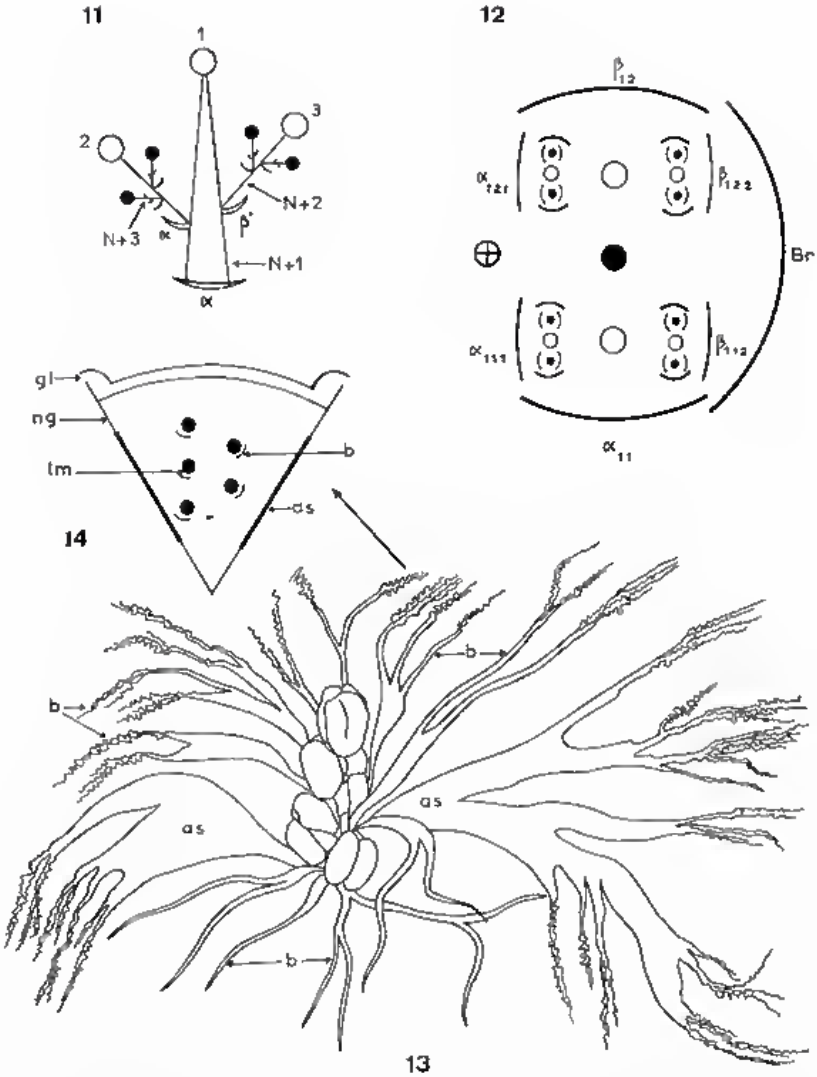
Sur l'épine se trouvent généralement 2 à 4 petites excroissances dont la répartition régulière semble suivre 3 hélices. Chaque excroissance correspond à 2 zones méristématiques reliées chacune par un cordon procambial au faisceau central de l'épine. Nous interprétons le massif méristématique inférieur comme une feuille inhibée axillant le supérieur à valeur de rameau, ce dernier pouvant se développer pour donner une petite épine de structure identique à celle de l'épine mère.

L'INFLORESCENCE

Les cyathes sont regroupées en incyathescences, portées latéralement près de l'apex des rameaux terminaux.

L'incyathescence, construite sur le type cyme bipare, comporte 4 degrés de ramification dont le dernier, représenté par les axes n + 3, reste à l'état de rudiments stériles. Par ailleurs, la cyathe centrale, correspondant au premier axe n, ne se développe jamais complètement, n'étant représentée que par une petite languette vestigiale. L'incyathescence, très condensée

Source : MNHN, Paris



Pl. 4. — **11**, schéma d'une demi-incyathescence; en noir, les cyathes avortées; **12**, diagramme de l'incyathescence; **13**, détail d'une cime de fleurs mâles montrant leurs bractées (b) et les appendices membraneux d'origine stipulaire (as) dérivant de la nervure glandulaire (ng); **14**, diagramme de cette partie de la cyathe mâle. (Mêmes abréviations que pour la fig. 13; gl, une demi-glande de l'involucre; fm, fleur mâle).

du fait de l'élongation très faible de ses axes constitutifs, ne comporte donc que 6 cyathes fonctionnelles (voir schéma et diagramme, fig. 11 et 12).

Chez *Euphorbia stenoclada* Baill., comme chez toutes les Euphorbes coralliformes, les cyathes sont unisexuées. La pollinisation croisée est de règle, le groupe étant dioïque.

La cyathe mâle est constituée par un axe central stérile représentant une fleur femelle avortée, entouré de 5 cymes de fleurs mâles, ces dernières munies de leurs bractées. Des 4 glandes de l'involucre sont issues 5 paires

Source : MNHN, Paris

d'appendices membraneux enveloppant les cymes mâles (fig. 13; voir diagramme, fig. 14).

La cyathe femelle comporte une fleur femelle centrale possédant une petite collerette. Les appendices membraneux issus des glandes de l'involucre existent toujours, enveloppant un très grand nombre de pièces laciniées que nous interprétons comme des fleurs mâles avortées et leurs bractées.

CONCLUSION

Si la structure de l'appareil inflorescentiel est remarquablement constante, il en va différemment en ce qui concerne l'appareil végétatif, très variable dans les degrés de spinescence et de crassulescence. C'est ainsi qu'en 1912, H. Poisson subdivisait l'espèce *stenoclada* en plusieurs variétés d'après l'aspect des rameaux : *striata*, *globulosa* et *laevigata* (voir sa pl. 6). Nous avons retrouvé sur le terrain ces diverses variétés : la variété *globulosa*, la plus fréquente, sur les sables dunaires littoraux et le calcaire; les deux autres variétés s'observent sur les mêmes sols mais sont, en particulier *striata*, moins fréquentes.

Avant H. Poisson, J. Costantin et I. Gallaud, en 1905, créaient une nouvelle espèce remarquablement épineuse, *Euphorbia cirsioides* Cost. et Gallaud. En 1921, M. Denis montrait qu'il s'agissait d'un *Euphorbia stenoclada* Baill. Nous avons retrouvé cette forme uniquement sur les sables roux et différant des variétés créées par H. Poisson par la carnosité moins importante, la taille qui ne dépasse qu'exceptionnellement 2 m et le port de l'adulte qui reste en boule.

Nous pensons par ailleurs nécessaire de distinguer une autre forme totalement inerme et à rameaux très charnus que l'on rencontre par places sur sols calcaires.

Toutefois la distinction entre ces diverses variétés (celle des sables roux exclus) est souvent rendue difficile du fait de l'existence de nombreuses formes intermédiaires : la présence de ces dernières ne serait-elle pas une manifestation du polymorphisme de l'espèce?

Bibliographie

Baillon, H. — *Euphorbia stenoclada* in Liste des plantes de Madagascar. Bull. mens. Soc. Linn. de Paris **1** : 672 (1887).

Denis, M. — Euphorbiées des îles Australes d'Afrique. 1 vol., 152 p., Nemours (1921).

Costantin, J. et Gallaud, I. — Nouveau groupe du genre *Euphorbia* habitant Madagascar. Ann. Sc. Nat. Bot., sér. 9, **11** : 287-312 (1905).

Leandri, J. — *Euphorbiaceae* in Catalogue des plantes de Madagascar. Bull. Acad. Malg. n.s., **19** : 121-145 (1935).

— Les Euphorbes épineuses et coralliformes de Madagascar. *Cactées* **7** : 13:67 (1952).

— Les Euphorbes épineuses et coralliformes de Madagascar. *Cactées* **7** : 32-79 (1953).

— Observations sur l'*Euphorbia oncoclada* Drake et sur quelques Euphorbes coralliformes malgaches. Adansonia, n.s., **6** : 331-349 (1966).

Poisson, H. — Recherches sur la flore méridionale de Madagascar. *Thèse*, Fac. Sc. Paris (1912).

Équipe de Morphologie I,
U.E.R. 59, Université de Paris-VI
1, rue Guy-de-la-Brosse — Paris-Ve.

Source : MNHN, Paris

ADANSONIA, ser. 2, 12 (3) : 461-468. 1972

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE CARYOLOGIQUE DES LINAIRES DE TURQUIE

par Mme J. VIANO

RÉSUMÉ : Dans cet article, sont mentionnés les dénombrements chromosomiques de *L. longipes* 2n = 14, *L. commutata* 2n = 18, *L. coridifolia* 2n = 12, *L. dalmatica* var. *grandiflora* 2n = 12, *L. genistifolia* var. *genistifolia* 2n = 12, *L. genistifolia* var. *venosa* 2n = 12, du genre *Linaria*.

Les résultats confirment l'exactitude du nombre de base pour les différentes sections de ce genre : *cymbalaria* (x = 7) *elatinoides* (x = 9) *linariastrum* (x = 6).

Les nombres chromosomiques de *L. longipes* (2n = 18) et *L. coridifolia* (2n = 12), tous deux endémiques du Proche-Orient sont nouveaux. Toutes les espèces étudiées sont diploïdes.

SUMMARY : In this paper are given chromosome numbers of *L. longipes* 2n = 14, *L. commutata* 2n = 18, *L. coridifolia* 2n = 12, *L. dalmatica* var. *grandiflora* 2n = 12, *L. genistifolia* var. *genistifolia* 2n = 12, *L. genistifolia* var. *venosa* 2n = 12, of the genus *Linaria*.

The results agree with the basic numbers of the different sections of the genus *Linaria* such as x = 7 for *cymbalaria*, x = 9 for *elatinoides*, x = 6 for *linariastrum*. The numbers of 2n = 18 for *L. longipes* and 2n = 12 for *L. coridifolia* have been reported for the first time. All the studied species are diploid.

Cette étude caryologique sur les Linaires de Turquie, s'inscrit dans le cadre d'un programme de recherches sur les Linaires du bassin méditerranéen. Dans deux précédentes publications (VIANO, 1967, 1971), seule la partie occidentale du bassin méditerranéen était concernée, alors que la présente étude aborde les problèmes du côté oriental de ce bassin.

I. — TECHNIQUES D'ÉTUDE

Tous les échantillons examinés [1] ont été fixés sur le terrain, ils proviennent d'une mission scientifique subventionnée par le C.N.R.S., en Turquie, dans les monts du Taurus organisée par M. le Pr QUEZEL et Mlle J. CONTANDRIOPOULOS, Maître de Recherches au C.N.R.S.

1. Les échantillons témoins sont conservés dans l'herbier de Turquie de Mlle J. CONTANDRIOPOULOS et de M. le Pr QUEZEL, déposé au Laboratoire de Botanique de l'U.E.R. de Sciences Naturelles de Marseille Saint-Jérôme.

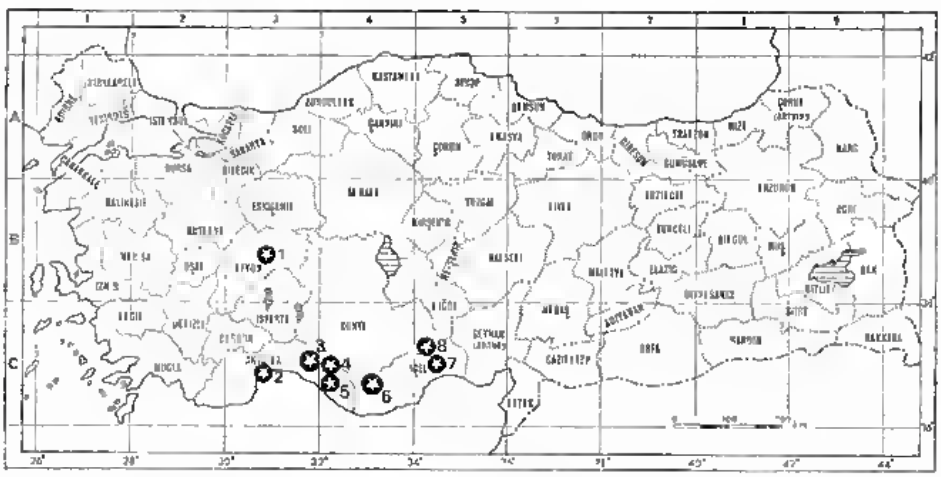
Source : MNHN, Paris

Les comptages chromosomiques ont été effectués suivant la technique des squashes au carmin acétique, sur des boutons floraux de Linaires préalablement fixés dans un mélange contenant 3/4 d'alcool absolu et 1/4 d'acide acétique, et conservés ensuite dans un congélateur.

Les échantillons ont été déterminés à Marseille par M. QUEZEL. En outre, nous avons consulté l'herbier prêté par le Conservatoire et Jardin Botanique de Genève, contenant des plantes récoltées par : ALIOTH, BORMULLER, BOURGEAU, CUENOD, HARADJIAN, DE HELDREICH, MICHELI, MORIGAND, PEYRON, PINATZI, SINTENIS. La plupart de ces échantillons ont été réunis dans l'herbier DELESSERT.

Les localités où les échantillons ont été prélevés figurent sur la carte, extraite de la Flore de Turquie de DAVIS (1965), établie à partir d'une grille utilisant des degrés de longitude et de latitude ainsi que les limites des provinces actuelles.

Pour cette étude, nous avons adopté la classification proposée par CHAVANNES, en 1833, qui répartissait les Linaires en 4 sections : *cymbalaria*, *elatinoides*, *linariastrum*, *chaenorrhinum*.



CARTE I

Carte des localités citées dans le texte : **1**, Afyon sur la route d'Ankara (B3, loc. 1); **2**, Antalya (C3, loc. 2); **3**, Kuyu près d'Akseki (C3, loc. 3); **4**, Cirlavik Tepe (C3, loc. 4); **5**, Didere (C4, loc. 5); **6**, Ermenek (C4, loc. 6); **7**, Koyuk Dag (C5, loc. 7); **8**, Bolkar Dag (C5, loc. 8).

II. — RÉSULTATS

A. — Section **cymbalaria** Chav.

Linaria longipes Boiss. et Heldr.

LIEU DE RÉCOLTE : Turquie, au Sud sur les falaises maritimes d'Antalya (Carte, C 3, loc. 2). 2-VI-1970.

Source : MNHN, Paris

L'échantillon étudié a pu être comparé avec l'isotype prêté par le Conservatoire et Jardin Botanique de Genève, concernant une plante récoltée par de HELDREICH, en mars 1845, sur les murs et les rochers d'Adalia (= Antalya), or, c'est à cet endroit précisément que notre exemplaire a été récolté.

Cette espèce possède des affinités très étroites avec *L. cymbalaria* (L.) Mill., dont elle diffère par la longueur des pétioles (très longs), la forme des feuilles (feuilles entières à la base des tiges, lobes moins profondément découpés pour celles de la partie supérieure) et du calice (sépales oblongs et obtus), la longueur du calice par rapport au tube de la corolle (calice beaucoup plus court que le tube de la corolle), la grandeur de la corolle (plus grande) et la longueur de l'éperon (éperon légèrement plus long que le tube de la corolle).

AIRE DE RÉPARTITION : Endémique du Proche-Orient, localisée seulement dans quelques îles grecques de la Mer Égée et en Turquie en Pamphylie dans la région d'Antalya.

Ce taxon avait été précédemment signalé à Chios par AUCHER ELOY, en 1905, à Salamis par de HELDREICH, en 1845, à Rhodes par BOURGEAU, en 1870, en Crête par RECHINGER, en 1943, et en Turquie à Antalya par de HELDREICH, en 1845. La plupart de ces échantillons figure dans l'herbier de Genève.

ÉTUDE CHROMOSOMIQUE : 2n = 14 (Pl. 1, fig. 1).

Ce nombre, nouveau à notre connaissance, a été déterminé sur des métaphases somatiques dans l'ovaire. Il porte à 7 le nombre des espèces de la section cymbalaria (*aequitriloba*, *cymbalaria*, *glareosa*, *hepaticaefolia*, *pallida*, *pilosa*) dont le nombre chromosomique est maintenant connu (cf. références bibliographiques VIANO, 1971).

B. — Section **elatinoides** Chav.

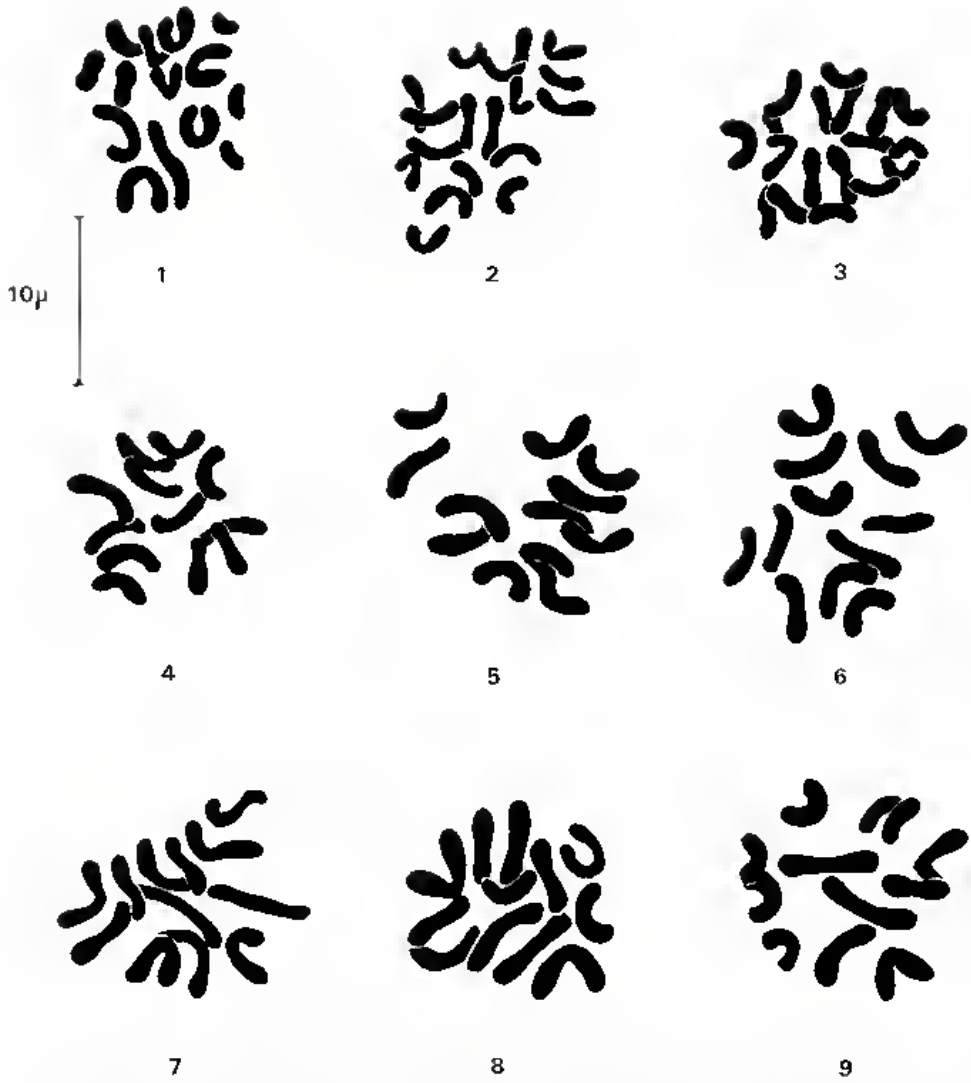
Linaria commutata Bernh.

LIEU DE RÉCOLTE : *Échantillon a:* Turquie, Ermenek, pelouses rocailleuses (Carte, C 4, loc. 6). VI-1970. — *Échantillon b:* Turquie, à 3 km au Sud de Didere, forêt de *Pinus Brutia*, versant Nord, 1 100 m (Carte I, C 4, loc. 5). 6-VIII-1970.

AIRE DE RÉPARTITION : Iles Canaries, Afrique septentrionale, Europe méditerranéenne, Yougoslavie, Grèce, Crête, Bulgarie, Turquie, Syrie, Liban, Palestine.

ÉTUDE CHROMOSOMIQUE : 2n = 18 (Pl. 1, fig. 2 et 3; Pl. 2, microphotos 1 et 2). Ce nombre confirme celui indiqué précédemment par l'auteur (VIANO, 1971), qui avait dénombré x = 9 sur un échantillon provenant de Tunisie.

Source : MNHN, Paris



Pl. 1. — Dessins à la chambre claire O.P.L. de la garniture chromosomique de diverses Linaires : **1, L. longipes** Boiss et Heldr. : Métaphase somatique dans l'ovaire : 2n = 14. — **2, L. commutata** Bernh. (*a*) : Metaphase somatique dans l'étamine : 2n = 18; **3,** (*b*) : Métaphase somatique dans l'ovaire : 2n = 18. — **4, L. coridifolia** Desf. (*a*) : Métaphase somatique dans l'étamine : 2n = 12; **5,** (*b*) : Métaphase somatique dans l'étamine : 2n = 12. — **6, L. dalmatica** (L.) Mill. var. *grandiflora* (Desf.) Boiss. : Métaphase somatique dans l'ovaire : 2n = 12; **7,** Métaphase somatique dans l'ovaire : 2n = 12. — **8, L. genistifolia** Mill. var. **genistifolia** : Métaphase somatique dans l'étamine : 2n = 12.

C. — Section **linariastrum** Chav.

Linaria coridifolia Desf.

Ce taxon est très voisin de *L. striata* DC. dont il diffère par la forme et la grandeur des feuilles (plus étroites et plus courtes), par la couleur

Source : MNHN, Paris

de la corolle (non veinée) et sa forme (lobes de la lèvre supérieure aigus, presque linéaires).

LIEU DE RÉCOLTE : *Échantillon a :* Turquie, 20 km après Afyon sur la route d'Ankara (Carte, B 3, loc. 1). 2-VI-1970. — *Échantillon b :* Turquie, éboulis du Bolkar Dag, 2 800 m (Carte, C 5, loc. 8). 18-VI-1970.

AIRE DE RÉPARTITION : Endémique du Proche-Orient, Asie Mineure, Arménie.

ÉTUDE CHROMOSOMIQUE : 2n = 12 (Pl. 1, fig. 4 et 5; Pl. 2, microphotos 3 et 4). Le dénombrement chromosomique, nouveau à notre connaissance, a été effectué sur des métaphases somatiques dans des cellules staminales. Ce nombre confirme le nombre de base de la section *linariastrum* x = 6 déterminé par les travaux antérieurs de différents auteurs (cf. références bibliographiques, VIANO, 1971).

Linaria dalmatica (L.) Mill.

LIEU DE RÉCOLTE : *Échantillon a :* var. *grandiflora* (Desf.) Boiss. : Turquie, 20 km après Afyon sur la route d'Ankara (Carte, B 3, loc. 1). 2-VI-1970. Cette variété diffère du type par des fleurs plus grandes (35 à 40 mm long, de la lèvre supérieure à l'éperon), courtement pédicellées (1 à 1,5 mm long) et un calice plus large et supérieur (10 à 12 mm long) à la capsule (5 à 6 mm long).

AIRE DE RÉPARTITION : Cette variété est une endémique du Proche-Orient; elle a été signalée dans les pays tels que : Carie, Syrie, Cappadoce, Arménie, Perse.

ÉTUDE CHROMOSOMIQUE : 2n = 12 (Pl. 1, fig. 6 et 7; Pl. 2, microphotos 5 et 6). Le nombre chromosomique des 2 échantillons a pu être compté sur des mitoses somatiques dans des ovaires et dans des étamines à la métaphase.

Des travaux antérieurs (HEITZ, 1927a, TJEBBES, 1928, EAST, 1933, MATSUURA et SUTO, 1934) avaient indiqué le même nombre chromosomique 2n = 12 pour l'espèce *s.l.*,

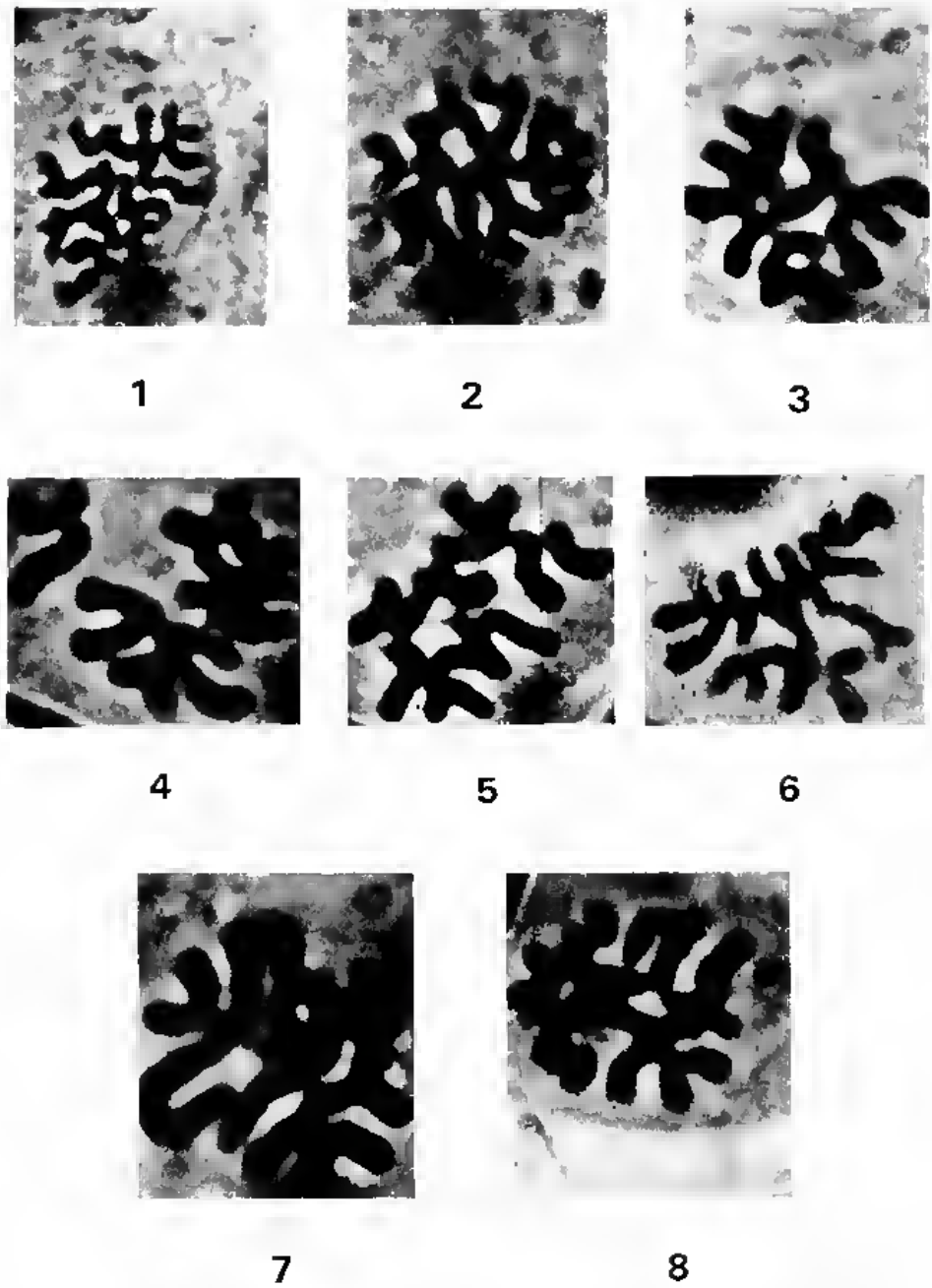
Linaria genistifolia (L.) Mill.

LIEU DE RÉCOLTE : *Échantillon a :* var. **genistifolia** nov. nom. = var. *typica* Fiori : Turquie : Kuyu près Akseki, pelouses rocailleuses (Carte, C 5, loc. 3). 10-VI-1970. — *Échantillon b :* var. **venosa** Boiss. : Turquie, Hoyuk Dag, pelouses rocailleuses (Carte, C 5, loc. 7). VI-1970; cette variété se distingue essentiellement du type par la couleur de sa corolle, jaunâtre veinée de roux.

AIRE DE RÉPARTITION : Europe centrale et orientale, Asie occidentale et boréale.

La variété *venosa* Boiss. est une endémique turque, localisée en Cilicie dans les monts du Taurus.

Source : MNHN, Paris



Pl. 2. — Documents photographiques de la garniture chromosomique des Linaires étudiées : **1, L. commutata** Bernh. (*a*) : Métaphase somatique dans l'étamine : 2n = 18; **2,** (*b*) : Métaphase somatique dans l'ovaire : 2n = 18. — **3, L. coridifolia** Desf. (*a*) : Métaphase somatique dans l'étamine : 2n = 12; **4,** (*b*) : Métaphase somatique dans l'étamine : 2n = 12. — **5, L. dalmatica** (L.) Mill. var. **grandiflora** (Desf.) Boiss. : Métaphase somatique dans l'ovaire : 2n = 12; **6,** Métaphase somatique dans l'ovaire : 2n = 12. — **7, L. genistifolia** Mill. var. **genistifolia** : Métaphase somatique dans l'étamine : 2n = 12.

Source : MNHN, Paris

ÉTUDE CHROMOSOMIQUE : 2n = 12 (Pl. 1, fig. 8 et 9; Pl. 2, microphotos 7 et 8).

Sur des écrasements d'étamines dans des mitoses somatiques, il a été dénombré pour les 2 échantillons *a* et *b*, 2n = 12.

Ce résultat confirme les travaux précédents de HEITZ, 1927a, TJEBBES, 1928, EAST, 1933, TITOVA, 1935. Seul SUGIURA, en 1923, a compté 2n = 18 pour *L. genistifolia* Mill. ssp. *genistifolia*. Ce résultat est vraisemblablement erroné en raison du nombre de base constant déterminé, pour différents taxons de la section *linariastrum*.

CONCLUSIONS

Au cours de cette troisième contribution à l'étude caryologique des Linaires, nous avons pu effectuer les comptages chromosomiques suivants sur des échantillons provenant de Turquie :

SECTIONS	TAXONS	NOMBRES CHROMOSOMIQUES
cymbalaria	*L. longipes*	2n = 14
elatinoides	*L. commutata*	2n = 18
linariastrum	*L. coridifolia*	2n = 12
—	*L. dalmatica* var. *grandiflora*	2n = 12
—	*L. genistifolia* var. *genistifolia*	2n = 12
—	var. *venosa*	2n = 12

L. longipes (2n = 14) et *L. coridifolia* (2n = 12), tous deux endémiques du Proche-Orient et appartenant à 2 sections différentes, ont été dénombrés pour la première fois.

Ces résultats confirment les nombres de base reconnus chez les taxons appartenant aux sections *cymbalaria* (x = 7) et *linariastrum* (x = 6).

Par contre, pour la section *elatinoides* le nombre de base serait x = 9; dans des travaux récents, l'auteur discute cette hypothèse qui demande à être confirmée par l'étude cytotaxinomique d'autres taxons appartenant à cette section. Toutefois, le nombre chromosomique de *L. commutata* (2n = 18) apporte un élément supplémentaire favorable à cette opinion.

Tous les taxons étudiés sont diploïdes, conformément à la plupart des travaux antérieurs : la polyploïdie est peu fréquente chez le genre *Linaria*. A l'heure actuelle, de toutes les contributions apportées à l'étude cytotaxinomique sur le genre *Linaria* se dégage l'existence d'un nombre de base stable mais différent pour chaque section et une prédominance de la diploïdie. Seule la section *elatinoides* nécessite de nouvelles études caryologiques afin de vérifier l'exactitude d'un nombre de base unique x = 9.

Source : MNHN, Paris

Cette étude n'a été possible que grâce à l'apport de matériel par Mlle J. Contandriopoulos et M. Quezel lors de leur mission scientifique dans les monts du Taurus en Turquie. Nous leur adressons nos plus vifs remerciements.

Nous remercions également le Conservatoire et Jardin Botanique de Genève qui a accepté de nous envoyer à titre de prêt de nombreux échantillons provenant essentiellement du Moyen-Orient.

Index bibliographique

Boissier, E. — *Diagnoses plantarum orientalum novarum*. **2**, 12 : 40 (1853).

Bolkhovskikh, Z., Grif, V., Matvejena, T. et Zakharyena, O. — Chromosome numbers of flowering plants : 675-676 — Acad. Sc. U.S.S.R., V. L. Komarov Bot. Inst., An. A. Fedorov ed., 926 p. Léningrad (1969).

Bory de Saint Vincent, J. B. — Expédition scientifique de Morée. **3**, 2e partie (1832).

— et Chaubard. — Nouvelle flore du Péloponnèse et des Cyclades. N° 796, tab. 21 (1838).

Chavannes, E. — Monographie des Antirrhinées : 99, 153. Paris-Lausanne (1833).

Darlington, C. D. and Janaki Ammal, E. K. — Chromosomes atlas of flowering plants. London (1945).

— and Wylie, A. P. — Chromosomes atlas of flowering plants. London (1955).

Davis, P. H. — Flora of Turkey. **1**, map 1. Edinburgh (1965).

de Halacsy, E. — *Conspectus florae graecae* **2** (1902).

East, E. M. — Genetic observation on the genus *Linaria*. Genetics **18** : 324-328 (1953).

Fiori, A. — Nuova Flora Analitica d'Italia **2** : 329, 332 (1923-1929).

Hayek, A. et Margraf, F. — *Prodromus Florae peninsulae balcanicae* **3**, 2 ; 141-143, 146 (1931).

Heitz, E. — Der Nachweis der Chromosomen. Zeitschr. Bot. **18** : 625-681 (1926).

— Über multiple und aberrante Chromosomenzahlen. Abhandl. Naturwiss. Ver. Hamburg **21** ; 45-57 (1927).

— Chromosomen und Gestalt bei *Antirrhinum* und verwandten Gattungen. Planta **4** : 392-410 (1927).

Hooker, J. D. et Jackson, B. D. — Index Kewensis plantarum phanerogamarum **2** (1895).

Matsuura, H. and Suto, T. — Contribution to the idiogram study in phanerogamous plants. J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. **5**, 5 : 33-75 (1935).

Miller, P. — Dictionnaire des Jardiniers **4** : 458-459, Paris (1785).

Reichenbach, H. — Iconographia botanica, seu Plantae criticae 9: 6, tab. 815 (1831).

Rouy, G. — Flore de France **1** : 65-67. Paris (1909).

Sugiura, T. — A list of chromosome numbers in angiospermous plants. IX. Proceedings of the Japan Academy **19** : 94 (1943).

Tchichatscheff, P. de. — Flore de l'Asie Mineure. Troisième partie : Botanique **2** ; 20-23, 26. Paris, Gide (1860).

Titova, N. N. — Poiski Ratiel'noy Drzofily. Sovietz. Bot. **2** : 61-67 (1935).

Tjebbes, K. — The chromosomes numbers of some flowering plants. Hereditas **10** ; 328-332 (1928).

Viano, J. — Contribution à l'étude caryologique du genre *Linaria* L. Ann. Fac. Sc. Marseille **39** : 191-194 (1967).

— Contribution à l'étude des Linaires du Maroc, *Linaria atlantica* Boiss. et Reut. var. *Mathezii* nov. var., Bull. Soc. Sc. Nat. Maroc **48** : 49-51 (1968).

— Note sur le genre *Linaria* en Méditerranée occidentale. Le groupe *Linaria bipartita* (Vent.) Willd., *Naturalia monspeliensia*, sér. Bot. **20** : 219-240, pl. 1 à 4 (1969).

— Contribution à l'étude caryosystématique du genre *Linaria*. Caryologia **24**, 2 : 183-201 (1971).

— et Bonin, G. — Étude cytotaxinomique et écologique sur *Linaria purpurea* Mill. var. *montana* Caruel endémique italienne. Ann. Fac. Sc. Marseille **44** : 121-136 (1970).

Laboratoire de Taxinomie et Écologie végétales
U.E.R. de Sciences Naturelles
de Marseille-Saint-Jérome.

Source : MNHN, Paris

ADANSONIA, ser. 2, **12** (3) : 469-495. 1972.

LE GENRE *TRICHOMANES* L. (FOUGÈRES LEPTOSPORANGIÉES)

par Rose HÉBANT-MAURI

RÉSUMÉ : Étude sur la morphologie, l'anatomie et la biologie des *Trichomanes*, avec révision bibliographique et étude de la répartition des types morphologiques dans le Monde.

Discussion des résultats acquis : implications systématiques; essai d'interprétation évolutive; perspectives de recherche.

I. — RÉVISION BIBLIOGRAPHIQUE

1. — ÉCOLOGIE. PHYSIOLOGIE.

L'habitat très particulier (humide, abrité, homeothermique) des *Trichomanes* est réalisé de façon optimale en forêt tropicale de basse altitude. On y trouve la plus grande partie des représentants du genre.

Ces *conditions écologiques* sont précisées dans les flores et les travaux d'ensemble sur les Hyménophyllacées.

HOLLOWAY (1923) en Nouvelle-Zélande, TATON (1946) au Congo ex-Belge, ont entrepris une étude détaillée de la répartition des différentes espèces.

HOLLOWAY situe géographiquement et climatologiquement la zone étudiée : le Westland [1]. Il s'agit d'une forêt humide et tempérée. Cet auteur étudie la répartition des différents groupes d'espèces en fonction de leur morphologie, dans leurs différents biotopes, qu'il décrit minutieusement. Il en dégage une relation entre la distribution écologique et la forme de développement des espèces : on passe progressivement des formes terrestres strictes à tige épaisse et racines bien développées aux formes épiphytes ou saxicoles strictes, à tige filiforme rampante, sans racines, et à feuilles réduites. S'appuyant sur ce fait et sur les critères évolutifs antérieurement établis, HOLLOWAY propose comme types architecturaux les plus primitifs ceux qui sont terrestres stricts, et peut-être même parmi eux, les types à tige dressée.

1. Westland : versant ouest côtier des Alpes de l'Ile Sud de la Nouvelle-Zélande.

Source : MNHN, Paris

TATON (1946) souligne la pauvreté relative de la flore africaine en Hyménophyllacées. Il dénonce l'exagération avec laquelle le caractère de fougère épiphyte par excellence est attribué aux Hyménophyllacées : seulement 8 espèces sur 18 sont observées comme telles au Congo ex-Belge. « Un substrat régulièrement irrigué, sis en atmosphère confinée et ombreuse, est l'une des conditions essentielles. La base des troncs d'arbres dans les forêts denses ombrophiles répond parfaitement à cette exigence... La nature du substrat est relativement secondaire et il serait assez vain de chercher chez les Hyménophyllacées une adaptation quelconque à la vie épiphyte comme telle » (p. 14).

Peu d'études poussées ont été faites sur la physiologie de ce groupe. Pourtant, dès 1890, GIESENHAGEN signale que les tissus conducteurs des plus petites formes ne sont pas fonctionnels.

SHRÈVE (1911) souligne le rôle de l'humidité atmosphérique dans la turgescence des feuilles de certaines espèces, et surtout l'aptitude de ces feuilles à survivre à une dessiccation poussée. Effectivement, il nous a été possible de constater une véritable reviviscence chez certaines espèces, après plusieurs mois de dessiccation, dans la nature.

HÄRTEL (1940) démontre expérimentalement la faible efficacité du système conducteur du pétiole de *T. radicans*. BELL (1960) décrit l'anatomie de *T. proliferum* : elle est très régressée et souvent nécrosée dans le pétiole, ainsi que dans la tige entre deux feuilles successives, et ceci jusqu'à 3 cm de l'apex. Il en résulte que ces feuilles constituent autant de colonies autonomes, rigoureusement dépendantes de l'eau de ruissellement pour leur nutrition hydrique et minérale. Ceci expliquerait la très grande variabilité morphologique observée sur une petite surface. Ce phénomène pourrait être vérifié *in situ* par simple sectionnement de la tige, entre feuilles successives, comme le suggère F. HALLÉ (communication personnelle).

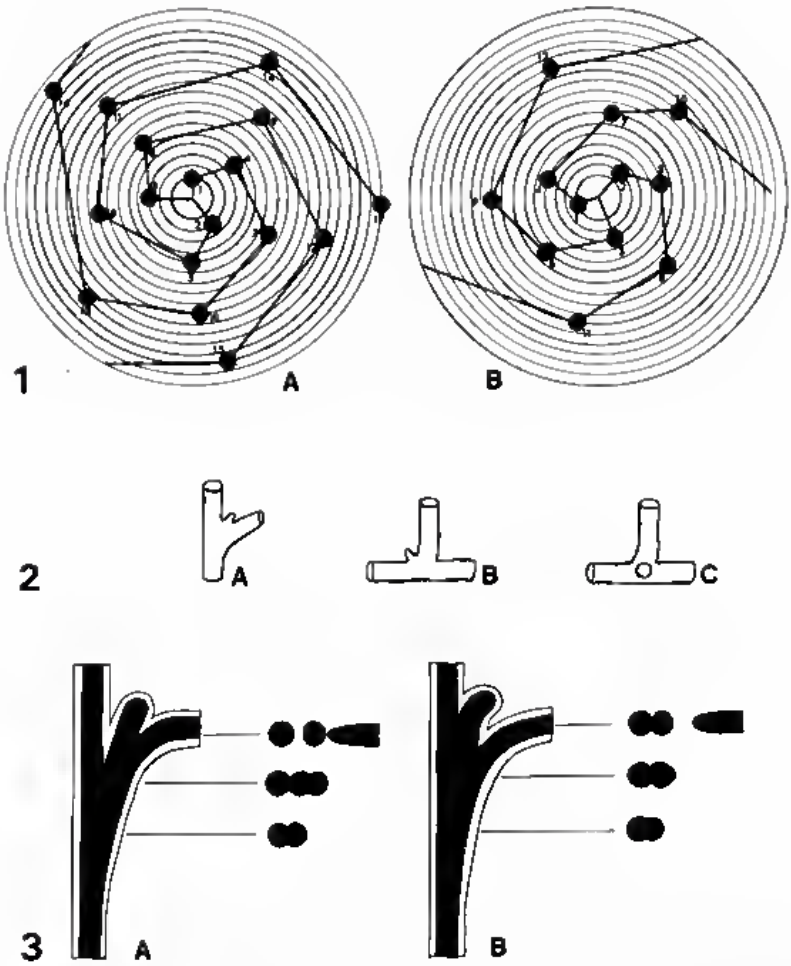
II. — MORPHOLOGIE.

La *feuille* est largement décrite dans les flores. C'est le critère le plus utilisé en systématique. Le genre *Trichomanes* L. montre en effet une extrême diversité de structures foliaires : l'éventail des formes observées est l'un des plus larges rencontrés chez les Fougères actuelles. Elles sont entières, ou plus ou moins découpées, jusqu'à quadripinnatifides. Elles peuvent mesurer de 0,3 à 50 cm de long. Le limbe est généralement constitué d'une seule épaisseur de cellules. L'absence d'espace intercellulaire serait responsable de son aspect translucide (BOODLE, 1900).

Une étude de la feuille de Fougère (foliarisation, défoliarisation, diversification, adaptation, etc.[1]) perdrait beaucoup à négliger ce genre qui constitue un matériel de choix, bien que particulier : structure du limbe unistratifiée, biologie et physiologie inféodées à une intense humidité.

1. CUSSET. — Communication personnelle.

Source : MNHN, Paris



Pl. 1. — **1**, A et B : phyllotaxie de deux échantillons d'une même espèce à tige épaisse dressée (1 = la plus jeune feuille); **2**, position du bourgeon : A, sur une tige dressée, B, sur une tige rampante épaisse, C, sur une tige rampante filiforme; **3**, les deux cas extrêmes de la variabilité dans la position du bourgeon, telle qu'on l'observe chez **Trichomanes radicans** Swartz. A, les stèles de la feuille et du bourgeon sont encore jointives, quand l'ensemble ainsi constitué se sépare de la stèle caulinaire. B, la stèle foliaire se sépare de la stèle du bourgeon, alors que cette dernière reste encore en contact avec la stèle caulinaire.

Une importante variabilité foliaire se manifeste également au niveau intraspécifique, d'une population à l'autre [1].

Le bourgeonnement épiphylle existe, à l'extrémité de la nervure principale plus ou moins prolongée de certaines formes. BELL (1960) décrit, chez *Trichomanes proliferum* Blume, l'apparition de nouvelles feuilles à partir du point de ramification des nervures.

1. « I have found the species of *Trichomanes* to be plastic, in a measure unknown to me in any other group. » COPELAND. 1933.

Source : MNHN, Paris

La *phyllotaxie* est distique et les nœuds sont espacés chez les espèces à tige rampante. Au contraire, chez les espèces à tige dressée, les nœuds sont serrés et les feuilles insérées suivant *3 spires phyllotaxiques* (Pl. 1, fig. 1).

La *tige* peut être, suivant les espèces, rampante, dressée ou prostrée. Son diamètre demeure réduit (de 0,3 à 5 mm).

Sa ramification a intéressé très tôt les botanistes. METTENIUS (1864) décrit la position des bourgeons chez de nombreuses espèces. Ces bourgeons sont situés en position tout à fait axillaire chez les formes dressées (CHAMBERS, 1911) et les formes rampantes à tige épaisse (BOWER, 1889). Par contre, ils sont situés latéralement par rapport au pétiole chez les formes rampantes à tige filiforme (Pl. 1, fig. 2).

La *ramification*, très rare chez les formes dressées (MAURI, 1969) serait axillaire pour certains auteurs (BOODLE, 1900; EAMES, 1936) et dichotomique pour d'autres (BOWER, 1935; EMBERGER, 1960 et 1968). (Voir le paragraphe Anatomie et Histologie.)

Il faut noter la différenciation particulière du bourgeon axillaire chez *T. aphlebioides* Christ. Ce bourgeon se développe très peu et porte des feuilles extrêmement laciniées rappelant des « aphlébies » à la base des feuilles normales (WILLIAM, 1930).

Les *racines* : elles sont surtout abondantes sur les formes à tige épaisse et dressée. Leur insertion sur la tige paraît indépendante de celle des feuilles. Elles n'existent plus sur les formes à tiges grêles et rampantes.

III. — ANATOMIE, HISTOLOGIE.

Dès 1845, VON MOHL décrit la protostèle des Hyménophyllacées.

En 1900, BOODLE en fait une étude détaillée et dégage les différents types de protostèle de la famille, types dont OGURA (1938) précise les définitions de la façon suivante :

a) *Protostèle massive :* le phloème entoure un massif de xylème.

b) *Protostèle réduite :* le phloème entoure un massif de xylème. Celui-ci renferme au centre une petite plage de parenchyme contenant le protoxylème.

c) *Protostèle sub-collatérale :* le phloème entoure un massif de xylème à protoxylème ventral.

d) *Protostèle collatérale :* le phloème est interrompu ventralement.

Les types *a*) et *b*) se rencontrent dans les tiges épaisses, les types *c*) et *d*) dans les tiges filiformes.

THOMAE (1886) signale chez *T. radicans* L., des variations dans la structure de la stèle prise à différents niveaux du pétiole. Ce phénomène est général chez les formes à stèles des types *a*), *b*) et *c*).

MODE D'ÉMISSION DES ORGANES LATÉRAUX :

BOODLE en donne une description précise : à partir de la stèle caulinaire, il y a émission d'une stèle identique commune au bourgeon axillaire

Source : MNHN, Paris

et à la feuille. Cette stèle va se scinder en deux parties, l'une irriguant la feuille, l'autre irriguant le bourgeon. Il n'y a pas de brèche foliaire.

Des variations dans la séquence de l'isolement des stèles ont été observées chez *T. radicans* (Boodle, 1900). Des décortications et des coupes sériées au niveau des nœuds nous ont montré que le plan d'organisation fondamental était toujours respecté, et que seule la position du bourgeon pouvait varier (Pl. 1, fig. 3). Sur certains échantillons de *T. radicans*, le bourgeon peut même disparaître sporadiquement et l'unique stèle émise se dirige alors vers la feuille.

Stèle foliaire :

Il paraît difficile de définir avec précision à quel niveau se trouve la base du pétiole. Si l'on considère que cette base se situe au point de départ de la stèle du bourgeon, l'anatomie du pétiole des *Trichomanes* apparaît comme variable suivant les espèces. Elle peut être semblable à celle de la tige, à ce niveau, et se modifier progressivement, ou bien elle peut être immédiatement distincte. *T. radicans* illustre les deux possibilités, la deuxième étant toutefois exceptionnelle. Ces variations ont été considérées comme correspondant à une foliarisation plus ou moins précoce (Posthumus, 1926; Emberger et Parès, 1953; Le Thomas, 1961).

Nous dirons ici que *la base du pétiole est « foliarisée » quand son anatomie est distincte de celle de la tige correspondante* (voir plus loin).

Les deux possibilités (foliarisation dès la base du pétiole ou base du pétiole encore semblable à la tige) sont réalisées aussi bien chez les espèces à stèle axiale que chez les espèces à stèle subcollatérale : le degré de foliarisation paraît indépendant de la symétrie de la stèle caulinaire correspondante.

Les espèces filiformes à stèle de tige collatérale gardent exactement la même stèle dans le pétiole. On peut aussi rencontrer dans ces formes certains cas de disparition complète de tout tissu conducteur chez des espèces qui en sont normalement pourvues (*T. motleyi*; Karsten, 1895...; *T. liberiense*, *T. erosum*). Ce sont les plus petites formes connues. Les tissus conducteurs peuvent se retrouver dans les feuilles fertiles. Il s'agit donc bien de formes régressées (Boodle, 1900, etc.).

L'étude anatomique de ce groupe soulève de nombreux problèmes. Les deux suivants retiendront plus particulièrement notre attention :

1. L'évolution des stèles caulinaires.
2. L'évolution des structures foliaires.

1. *Un sens de l'évolution des stèles* a été proposé dès les premières études, même partielles, faites sur l'anatomie des Hyménophyllacées. Pour Prantl (1875), la stèle collatérale des petites formes serait primitive. Dès 1890, Giesenhagen abandonne cette hypothèse et considère les formes à tiges filiformes et à stèle collatérale comme régressées adaptées à une écologie très particulière (épiphytes ou saxicoles, adhérant parfaitement au substrat par des poils, jamais terrestres). Elles ont de fausses nervures

Source : MNHN, Paris

que GIESENHAGEN (1890) considère comme des vestiges de vraies nervures. Il souligne également que ces formes n'ont pas de racines.

BOODLE (1900) place à la base de son schéma évolutif la grande stèle médullée à symétrie bilatérale de *Cardiomanes reniforme:* cette stèle est « réduite », et il en fait dériver d'une part la stèle massive, d'autre part la stèle collatérale. TANSLEY (1907) considère la stèle massive comme primitive. C'est ce qui est actuellement reconnu : LE THOMAS (1961) propose une seule direction évolutive, de la grande vers la petite taille, par réduction.

2. *L'évolution des structures foliaires.* — Les données modernes de l'anatomie et de la morphologie végétale, ainsi que les apports récents de la paléobotanique, ne permettent plus de considérer comme synonymes *bilatéralisation de l'anatomie* et *foliarisation.*

Les *Trichomanes* méritent une attention toute particulière à ce sujet, car pour certains auteurs, la bilatéralisation croissante dans le sens basipète que présente l'anatomie du genre est synonyme de foliarisation : « ... la symétrie foliaire apparaît déjà dans le rhizome. La foliarisation de la fronde se fait donc toujours de façon basipète, quelquefois très tôt, dans le rhizome, ou au contraire beaucoup plus tard, au sommet du pétiole » (LE THOMAS, 1961).

Plusieurs constatations viennent à l'encontre d'une telle interprétation :

— D'un point de vue morphogénétique, la structure de la stèle paraît être étroitement liée à la taille et au port de la tige (*cf.* BOODLE, 1900; BOWER, 1935; etc.).

— La « foliarisation » plus ou moins précoce — *telle qu'elle a été définie* page 473 — et la symétrie de la stèle caulinaire paraissent indépendantes (voir ci-dessus).

On peut noter que l'espèce *T. ankersii* Parker (Pl. 7) de Guyane, dont l'ensemble de la tige feuillée simule une grande feuille pennée, présente une stèle massive circulaire.

Ainsi, les *Trichomanes* illustrent un cas où foliarisation et bilatéralisation de l'anatomie ne sont pas strictement corrélatives.

L'HISTOLOGIE est d'abord étudiée par METTENIUS (1864). Le xylème est constitué de trachéides à épaississements spiralés et scalariformes. Les cellules du phloème présentent parfois d'importants épaississements « nacrés » de leur paroi, épaississements qui peuvent même, dans certains cas, obstruer complètement la lumière de ces cellules (*T. africanum*, *T. mannii*, *T. mettenii*, etc., C. HÉBANT, 1969).

La RAMIFICATION, déjà abordée au point de vue morphologique, a également été étudiée quant à son anatomie et son histologie.

En 1900, BOODLE donne le premier schéma de l'émission du bourgeon au niveau d'un nœud. Ce schéma illustre la position du bourgeon dans les formes à tige épaisse dressée. Elisabeth CHAMBERS (1911) décrit en détail les bourgeons vestigiaux de *T. javanicum*, forme également à tige épaisse et dressée. Elle rappelle l'existence chez *T. radicans*, forme à tige épaisse

Source : MNHN, Paris

et rampante, d'une ramification effective. La position des bourgeons reste axillaire dans les deux cas. Elle est donc indépendante du port de la plante.

A la suite de SCOTT (1900)[1], CHAMBERS considère que la feuille est issue de l'une des deux branches d'une ramification dichotomique. BOWER (1935) dans une coupe longitudinale de l'apex de *T. radicans* interprète également la ramification comme une dichotomie inégale, mais pour lui, il y a déplacement de la feuille angulaire. EMBERGER (1968) maintient cette notion : « La ramification de ces Fougères est du type dichotomique, mais présente parfois des variantes remarquables, proches de la ramification monopodique... » Il se réfère au schéma de BOWER relatif à l'apex de *T. radicans*.

Divers rapprochements avec les végétaux fossiles ont été tentés : TANSLEY (1907) rapproche les Botryoptéridées et les Hyménophyllacées en raison de la similitude anatomique de la trace foliaire et de celle du bourgeon.

CHAMBERS (1911) confirme l'hypothèse de GWYNNE-VAUGHAN (1902) concernant les masses parenchymateuses du rhizome d'*Helminthostachys zeylanica* qu'il interprète comme des bourgeons axillaires vestigiaux. Ils constituent ainsi un argument supplémentaire en faveur du rapprochement des Ophioglossales et des Botryoptéridées déjà proposé par BOWER en 1911. CHAMBERS enferme « in one circle of affinity » Botryoptéridées, Hyménophyllacées et Ophioglossales.

EMBERGER et PARÈS (1958) comparent l'émission foliaire de *Thamnopteris Schlechtendalii* et celle de *Trichomanes meoides*. Il s'agirait, pour ce dernier matériel, d'une aisselle vide car aucune mention du bourgeon n'est faite, ni dans le texte, ni dans les schémas.

BERTHIER et coll. (1971) soulignent, à propos du mode d'émission de l'ensemble trace foliaire-trace raméale chez *Polytrichum alpinum* Hedwig sa similitude avec celui observé chez certaines Ptéridophytes telles que *T. erosum* Willdenow, *T. radicans* Swartz, *T. cupressoides* Desvaux, etc. ou encore *Botryopteris antiqua* Kidston selon l'interprétation de PHILLIPS.

En conclusion, il paraît utile de compléter l'étude histologique et anatomique de ce groupe :

1° Par une recherche, au niveau de l'apex, de l'*origine des ramifications*, et ceci dans les différents types structuraux qui ont été reconnus. Ce travail est en cours.

2° Par une description plus large et plus rigoureuse de l'*anatomie* des différentes formes de croissance à l'intérieur des différents sous-genres, en vue de préciser :

a) la signification réelle du phénomène de « foliarisation basipète »;

b) l'évolution de l'anatomie du groupe dans son ensemble.

1. SCOTT (1900) considère que la ramification axillaire dérive de la réduction de l'une des deux branches d'une dichotomie.

Source : MNHN, Paris

IV. — CROISSANCE ET DÉVELOPPEMENT.

A notre connaissance, très peu d'études ont été faites sur ce sujet : PRANTL (1875) illustre le développement du limbe foliaire. GOEBEL (1892) décrit le jeune sporophyte de *T. rigidum*. HELM (1935) étudie de façon détaillée l'initiation et le développement de la feuille chez *T. bimarginatum :* cette feuille est initiée dans les derniers segments issus de l'apicale. Il s'y individualise une apicale bifaciale très caractéristique et différente de l'apicale d'axe à trois faces. Ce premier stade est bref. Le deuxième stade est caractérisé, selon HELM, par une modification de l'apicale : elle acquiert une face de division basale « en verre de montre » qui est à l'origine du pétiole cylindrique (les ailes du pétiole sont d'origine épidermique). Puis cette apicale réacquiert son fonctionnement bifacial (3e stade) et engendre la base du limbe. Ce stade dure peu et fait place à un quatrième stade où l'apicale devient prismatique, et va être à l'origine du développement du limbe.

Ces étapes du développement des feuilles sont comparables chez *T. humile* et *T. minutissimum*. L'auteur en conclut que ses observations semblent être généralisables.

A notre connaissance, ce type de développement très particulier n'a pas été décrit dans un autre groupe de Fougères. Les feuilles des formes rampantes (seules décrites ici) subissent une torsion au cours de leur développement. Cette torsion entraîne une variation dans l'orientation du système apical foliaire par rapport à l'ensemble tige-pétiole; ceci pourrait expliquer la diversité des aspects observés (BONNET, communication personnelle).

A défaut d'autres informations sur la morphogenèse du genre *Trichomanes*, on peut résumer les résultats essentiels obtenus par HOLLOWAY (1944) dans sa belle étude sur les premiers stades du développement de *Cardiomanes reniforme*. Cette espèce a des affinités avec les deux genres *Trichomanes* et *Hymenophyllum*. Chez *Cardiomanes :*

— le premier cloisonnement du zygote est oblique ou transversal, jamais vertical comme chez les autres Fougères leptosporangiées;

— la première feuille et la première racine n'ont pas une position constante par rapport à l'archégone;

— le développement de la première feuille présente les mêmes particularités de croissance apicale que celles décrites par HELM;

— la jeune tige est d'abord orthotrope, à phyllotaxie spiralée, et à stèle massive, à symétrie axiale. Elle se courbe ensuite pour adopter le port rampant. La phyllotaxie devient distique et la stèle bilatérale.

Cette étude laisse prévoir tout l'intérêt d'une recherche, dans ce domaine, sur les autres genres de la famille.

La croissance très lente et la culture difficile des Hyménophyllacées expliquent toutefois le peu d'études morphogénétiques actuellement réalisées sur ces Fougères.

Source : MNHN, Paris

V. — REPRODUCTION.

Les *sores* se développent à l'extrémité de certaines nervures. L'indusie est constituée par un dédoublement en cornet du bord du limbe. La nervure se prolonge par un réceptacle exsert portant de nombreux sporanges. La croissance de ce réceptacle est assurée par un méristème basal.

PRANTL (1875), CAMPBELL (1895) ont schématisé le développement des *sporanges*, de type « gradatae ». Ils sont sessiles et montrent une déhiscence latérale provoquée par un anneau oblique.

A notre connaissance, les *spores* ont été très peu étudiées en palynologie. COPELAND (1938) écrit : « The spores, so far as known, are uniform throughout the family... » KNOX (1938) précise leur taille : de 25 à 90 μ de diamètre suivant les espèces. HARRIS (1955) étudie les spores des Fougères de Nouvelle-Zélande. Les spores d'Hyménophyllacées — 26 espèces dont 5 *Trichomanes* — sont à parois fines, d'échinulées à clavulées. Ces spores sont classées en trois groupes en fonction de leur taille et de leur ornementation, ces deux caractères allant de pair. Les *Trichomanes* font partie du troisième groupe de HARRIS, et y sont représentés par les plus petites spores (34 à 15 μ) échinulées ou scabres.

Ces spores sont chlorophylliennes, caractère jugé primitif par LLOYD et KLEKOWSKI (1971). Elles sont de faible viabilité après leur récolte : 6 jours d'après STOKEY (1940). Elles germent très rapidement, souvent même dans les sporanges *in situ*. C'est ainsi que les premiers stades de la germination ont pu être décrits par TASHNER et dessinés par PRESL en 1843. METTENIUS (1864), PRANTL (1875), GOEBEL (1888), SADEBECK (1902), HOLLOWAY (1930) ont également décrit et illustré cette germination dans différentes espèces. STOKEY (1940) est la première à en faire une étude comparée détaillée. Il en ressort que le gamétophyte, avant tout cloisonnement, est triangulaire. D'après l'auteur, ce premier stade triangulaire ne peut s'interpréter que comme un vestige de la structure même des premiers stades de germination des spores d'*Hymenophyllum*, considérée comme le type primitif. L'auteur fait un parallèle entre les types de germination et de gamétophytes des *Trichomanes* et leur classification par COPELAND. Bien que très fragmentaires, les grandes lignes de l'évolution du gamétophyte, selon STOKEY, se superposent aux grandes lignes de l'évolution morphologique selon COPELAND. En particulier, les types de germination à trois cellules et ceux à quatre cellules, les moins bien définis, correspondent au groupe supposé primitif par COPELAND. Les trois espèces à germination du type *Hymenophyllum* font partie d'un groupe que COPELAND rattache difficilement aux *Trichomanes* en raison de ses affinités morphologiques avec les *Hymenophyllum*.

Le *gamétophyte* a été décrit en même temps que les premiers stades de la germination. Son caractère filamenteux est considéré comme un état dérivé [1], adapté à la très grande humidité des stations occupées par les

1. Le port filamenteux du gamétophyte de *Trichomanes* dériverait du port rubané de celui d'*Hymenophyllum*.

Source : MNHN, Paris

Trichomanes (HOLLOWAY, 1930). L'argument essentiel de cet auteur repose sur des considérations évolutives à propos de *Cardiomanes reniforme* tenu comme primitif dans la famille des Hyménophyllacées par rapport aux *Trichomanes*. Ce genre a un gamétophyte rubané. Les constatations écologiques faites par l'auteur montrent que les *Trichomanes* requièrent une plus grande humidité que les *Hymenophyllum* (HOLLOWAY, 1923). Leur sporophyte y est plus particulièrement adapté; il en serait de même pour leur gamétophyte : il ne supporte pas le dessèchement et sa durée de vie est plus courte que celle du gamétophyte des *Hymenophyllum*.

STOKEY (1940) renforce cette opinion par une étude plus large des deux genres *Hymenophyllum* et *Trichomanes*. Elle précise que l'état filamenteux est atteint dans les deux genres, et probablement plusieurs fois dans la famille, par polyphylétisme; les espèces filamenteuses peuvent ne pas avoir de relations entre elles. Pourtant, FARRAR et WAGNER (1968), à la suite d'une étude du gamétophyte de *T. holopterum*, remettent en question la nature de la structure primitive.

STONE (1965) propose une étude biochimique du passage de la forme filamenteuse à la forme rubanée, ainsi que de la sexualisation des gamétophytes.

La multiplication végétative des gamétophytes est décrite, pour la première fois, semble-t-il, par METTENIUS (1864), puis par BOWER et GOEBEL (1888). Le gamétophyte mature émet des gemmules pluricellulaires à l'extrémité de stérigmates. Ces gemmules vont donner des gamétophytes identiques, plus rapidement que les spores, d'après STONE (1965).

La répartition géographique de certains gamétophytes est plus large que celle de leurs sporophytes, en Amérique du Nord par exemple (WAGNER et EVERS, 1963; WAGNER et WAGNER, 1966; FARRAR, 1967).

Les gamétophytes arrivent à maturité au bout de trois ans environ pour la plupart des espèces (*T. auriculatum* et *T. bilabiatum* sont matures à neuf mois : STOKEY, 1940). Les anthéridies et les archégones ont d'abord été décrits par METTENIUS (1864), puis par BOWER (1888), GOEBEL (1888 et 1892).

Les *anthéridies* sont sessiles ou très courtement pédonculées, plus petites et à paroi plus simple que chez *Hymenophyllum*. La déhiscence s'effectue par projection d'un opercule (caractère considéré comme primitif par ATKINSON et STOKEY (1964), observé chez les Osmondacées, Cyathéacées, *Matonia*, *Cheiropleuria* et *Dipteris*). Ces anthéridies contiennent de 10 à 25 spermatozoïdes visibles en section transversale [1]. Ainsi, bien que leur structure soit dans l'ensemble plus évoluée que celle des *Hymenophyllum* ces anthéridies présentent encore des caractères archaïques (STOKEY, 1948).

Les *archégones* sont portés par des *archégoniophores* nés sur le filament, à partir d'une apicale, comme une ramification. Ces archégoniophores cessent généralement toute croissance quand ils portent deux ou trois archégones, mais ils peuvent en porter jusqu'à une vingtaine. Ils peuvent donner

1. Il y a entre 20 et 30 spermatozoïdes visibles en section transversale dans une anthéridie chez *Hymenophyllum*.

Source : MNHN, Paris

naissance à un autre archégoniophore et porter des rhizoïdes (STOKEY, 1958). Ceci évoque tout particulièrement un rameau spécialisé, à croissance limitée, et qui se sexualise.

Les archégones eux-mêmes ont un col droit, de quatre cellules de haut en général. Ils sont typiques des Fougères Leptosporangiées par leur développement aussi bien que par leur structure. Le col de l'archégone, court chez *Trichomanes*, est considéré comme dérivé de celui, plus long (6 à 10 cellules), d'*Hymenophyllum*, excepté chez *T. pyxidiferum*. Mais cette espèce fait partie du groupe le plus primitif de la classification de COPELAND (STOKEY, 1948).

L'*apogamie* et l'*aposporie* paraissent fréquentes chez les *Trichomanes*. BOWER (1889) signale les deux phénomènes chez *T. alatum*. GEORGEVITCH (1910) décrit l'aposporie chez *T. kaulfussii* Hook et Grew. STOKEY (1948) observe l'apogamie chez cette même espèce ainsi que chez *T. auriculatum*. FARRAR et WAGNER (1968) signalent aposporie et apogamie chez *T. holopterum*, à partir des feuilles en contact avec le substrat. (Cette espèce réalise également la reproduction sexuée).

L'aposporie et l'apogamie ont des répercussions sur l'évolution du groupe (*cf.* paragraphe cytogénétique). Il faut souligner qu'aucun de ces deux phénomènes n'a encore été signalé dans le genre *Hymenophyllum*, pourtant plus largement étudié au point de vue reproduction. Ce genre est moins diversifié que le genre *Trichomanes*.

VI. — CYTOGÉNÉTIQUE.

MANTON (1950) et MANTON et SLEDGE (1954) sont les premiers auteurs à donner des résultats caryologiques sur les Hyménophyllacées. *T. radicans* a $n = 72$ chromosomes. Sa méïose est normale. Les nombres chromosomiques de base proposés pour la famille sont $x = 7$, 13 et 18.

MEHRA et SINGH (1957) publient la première étude exclusivement consacrée aux Hyménophyllacées. Quelques cas particuliers sont décrits : *T. auriculatum* Bl. présente des *individus diploïdes*, à méïose normale et nombre de spores constant par sporange. Chez ces individus peuvent apparaître des cellules mères des spores tétraploïdes. Cette espèce présente également des *individus triploïdes* à méïose anormale avec un nombre variable de trivalents, d'univalents et de bivalents. Les auteurs supposent que les spores diploïdes et les gamétophytes diploïdes existent, de même que les individus tétraploïdes. Les triploïdes, très vivaces, sont apogames.

T. insigne van den Bosch existe sous 3 formes : *a*) avec 36 bivalents et méïose normale, *b*) avec 108 univalents et asynapsis total, *c*) avec 33 bivalents, 6 univalents et méïose anormale.

Les formes *a*) et *b*) sont absolument semblables. Les auteurs supposent que *b*) est un autotriploïde. L'asynapsis reste sans explication, à moins d'admettre l'existence d'un hypothétique contrôle génique. La forme *c*) est distincte des deux autres. Elle est souvent déterminée comme *T. bipunctatum* P. Cette forme apomictique serait un hybride.

Source : MNHN, Paris

MEHRA et SINGH modifient les nombres chromosomiques de base proposés pour la famille par MANTON. Ils deviennent $x = 7$, 9 et 13.

BELL (1960) retrouve un cas comparable à la forme *b*) de *T. insigne* chez *T. proliferum* Blume : il présente 108 univalents à la méïose. L'auteur souligne l'influence de l'habitat particulier, subaquatique, de la famille sur son évolution génétique : les feuilles du sporophyte sont en conditions requises pour l'apogamie (*cf.* BELL et RICHARDS, 1958) dans leur milieu naturel. Cette apogamie doit se superposer fréquemment à la reproduction sexuée (confère le *T. holopterum* Kunze, chez qui FARRAR et WAGNER (1968) relèvent à la fois aposporie, apogamie et reproduction sexuée).

GHATAK (1964) rend compte de l'appariement chromosomique chez *T. latealatum* (van den Bosch) Christ : de 36 bivalents et 0 univalent à 0 bivalent et 72 univalents, en passant par presque tous les stades intermédiaires possibles. Tous ces types d'appariement ont été observés parfois dans la même fronde! Le type le plus fréquent est celui présentant autant de chromosomes appariés (18 × 2) que de chromosomes isolés (36).

Les nombres chromosomiques connus étant de plus en plus nombreux (BROWNLIE, 1954, 1958 et 1961), VESSEY et BARLOW (1963) tentent d'en établir une phylogénie. Le nombre chromosomique de base proposé pour la famille est $x = 18$, amphiploïde de 7 et 11; $x = 9$ disparaît. Les différents groupes de *Trichomanes* ont évolué à partir de cette base par euploïdie et aneuploïdie. Le schéma hypothétique de diversification évolutive de COPELAND peut s'accorder avec cette hypothèse.

WALKER (1965) propose une phylogénie plus simple et plus riche de possibilités à partir de plusieurs nombres chromosomiques de base.

BRAITHWAITE (1969) apporte 20 nombres chromosomiques nouveaux pour la famille. S'appuyant sur les travaux antérieurs, il confronte l'ensemble des résultats cytogénétiques à la classification proposée par COPELAND :

— Deux séries de genres, constituant chacun un tout morphologique bien défini, présentent également une grande homogénéité cytologique : *Cephalomanes*, *Trichomanes* et *Feea* d'une part, avec $n = 32$ chromosomes (ou multiple) et *Microgonium*, *Didymoglossum* et *Lecanium* d'autre part, avec $n = 34$ chromosomes (ou multiple). Ces séries sont évoluées (*cf.* tabl., p. 491).

— Sept autres genres ont $n = 36$ chromosomes. Ces groupes sont plus primitifs.

— Deux genres hétérogènes sur le plan morphologique le sont également sur le plan cytologique : *Selenodesmium* et *Macroglena* ($n = 33$ ou 36 et multiples).

— Certaines hypothèses phylogéniques proposées par COPELAND, toujours sur des critères morphologiques, s'accordent également avec les données cytogénétiques.

D'après BRAITHWAITE, la cytogénétique demeure encore trop fragmentaire pour servir de base, en elle-même, à toute hypothèse phylogénique. A l'heure actuelle, un tel développement ne peut être que spéculatif.

Source : MNHN, Paris

VII. — SYSTÉMATIQUE.

Elle est très complexe et controversée.

« I have written many treatises on genera of Ferns, but have found no other comparable in difficulty with *Trichomanes* » (COPELAND, 1933, p. 122).

Trichomanes Linné, considéré comme un genre, constitue indiscutablement une entité, non seulement sur le plan morphologique et anatomique, mais aussi cytogénétique, écologique et biologique. Il se distingue nettement du genre *Hymenophyllum* S.E. Smith.

La question s'est posée de savoir si ces genres devaient être démembrés ou non. PRESL (1843), le premier monographe de la famille, scinde les *Trichomanes* en plusieurs genres. Il est suivi par VAN DEN BOSCH (1861), puis par HOOKER et BAKER (1867). PRANTL (1875), à la suite d'une étude anatomique, présente un nouveau schéma de la famille. Enfin, COPELAND scinde les *Trichomanes* en 15 nouveaux genres. Cette classification est suivie par beaucoup d'auteurs dont TINDALE, PICHI-SERMOLLI, TATON entre autres. Elle reste néanmoins contestée par beaucoup de floristiciens et de monographes, tels que ALSTON, TARDIEU-BLOT, CHRISTENSEN, SCHELPE, SLEDGE, TRYON, BOER, HOLTTUM, WARREN et WAGNER et tout particulièrement MORTON (1968) qui en fait une critique approfondie.

MORTON estime insuffisants les critères de distinction des genres adoptés par COPELAND. Il souligne l'importance des caractères qui font des *Trichomanes* et des *Hymenophyllum* deux entités distinctes. Il propose une nouvelle classification inspirée des « meilleures idées de PRESL, VAN DEN BOSCH, PRANTL, CHRISTENSEN et COPELAND, basée sur 38 années d'étude de la famille ». Le genre *Trichomanes* est découpé en 4 sous-genres et 25 sections où l'on retrouve les genres de COPELAND, eux-mêmes établis à la suite de PRESL et VAN DEN BOSCH.

Les critères de sa classification demeurent essentiellement morphologiques, à l'image de celles de ses prédécesseurs : morphologie de la tige (port et taille); morphologie foliaire (fausses nervures, poils...); nervation du limbe (anadrome et catadrome) et position des fructifications (type paratactique ou épitactique selon PRANTL). Il tient compte des critères cytogénétiques en fonction des acquisitions récentes.

La clé de détermination de MORTON donne une répartition des groupes d'espèces plus naturelle que celle de COPELAND. MORTON souligne qu'il accorde une importance prépondérante à la nervation du limbe et à la position des sores. La taille de la tige n'intervient qu'en deuxième lieu (toutefois, COPELAND en fait le premier critère de détermination et impose de ce fait, au départ, un caractère artificiel à sa clé des genres).

Pourtant, la clé de MORTON n'est pas sans poser divers problèmes. Par exemple, la section *Cephalomanes* paraît mal située aussi bien au point de vue cytologique que morphologique [1]. MORTON lui assigne cette position

1. La section *Cephalomanes* est tout à fait proche des sections *Achomanes* et *Feea* aux points de vue morphologique (COPELAND (1947)) et cytologique ($n = 32$, BRAITHWAITE, 1969). *Voir tableau.*

Source : MNHN, Paris

en raison du caractère anadrome de la nervation. La valeur systématique de la nervation, absolument incontestable par ailleurs, est mise en défaut au niveau de cette section, si l'on tient compte des autres caractères (morphologiques et cytologiques). Il s'agirait d'un exemple de disjonction évolutive entre les différents caractères.

KUNKEL (1962) propose de scinder la famille des Hyménophyllacées en deux :

— les Trichomanacées avec les genres *Trichomanes*, *Vandenboschia*, *Gonocormus* et *Didymoglossum* au sens de COPELAND;

— les Hyménophyllacées avec tous les autres genres.

PICHI-SERMOLLI (1956), MORTON (1968), BRAITHWAITE (1969), entre autres, attendent beaucoup de l'étude des nombres chromosomiques, encore peu connus, pour la classification et la phylogénie de cette famille.

II. — RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE

Ce travail est basé sur la classification de MORTON (1968). Sa nomenclature est adoptée, même quand il s'agit de rappels systématiques de COPELAND, sauf en ce qui concerne les citations de ce dernier auteur.

I. — RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE DES TYPES MORPHOLOGIQUES.

LA TIGE. — L'étude des aires de répartition des différentes formes ne nous a pas donné de résultat significatif : l'aire de répartition des formes à tige épaisse est d'importance comparable à celle des formes à tige filiforme (Pl. 2 haut)[1].

LA FEUILLE. — Seul le degré de découpure du limbe a été pris en considération. Les formes à feuilles entières ou pennées et flabellées ont une aire de répartition nettement inférieure et incluse par rapport à celle des formes à feuilles très découpées (Pl. 2 bas).

LA TIGE ET LA FEUILLE CONSIDÉRÉES ENSEMBLE. — Si l'on tient compte de la morphologie caulinaire, pour une espèce donnée, en même temps que de la morphologie foliaire, sept types végétatifs se dégagent dans le genre *Trichomanes*.

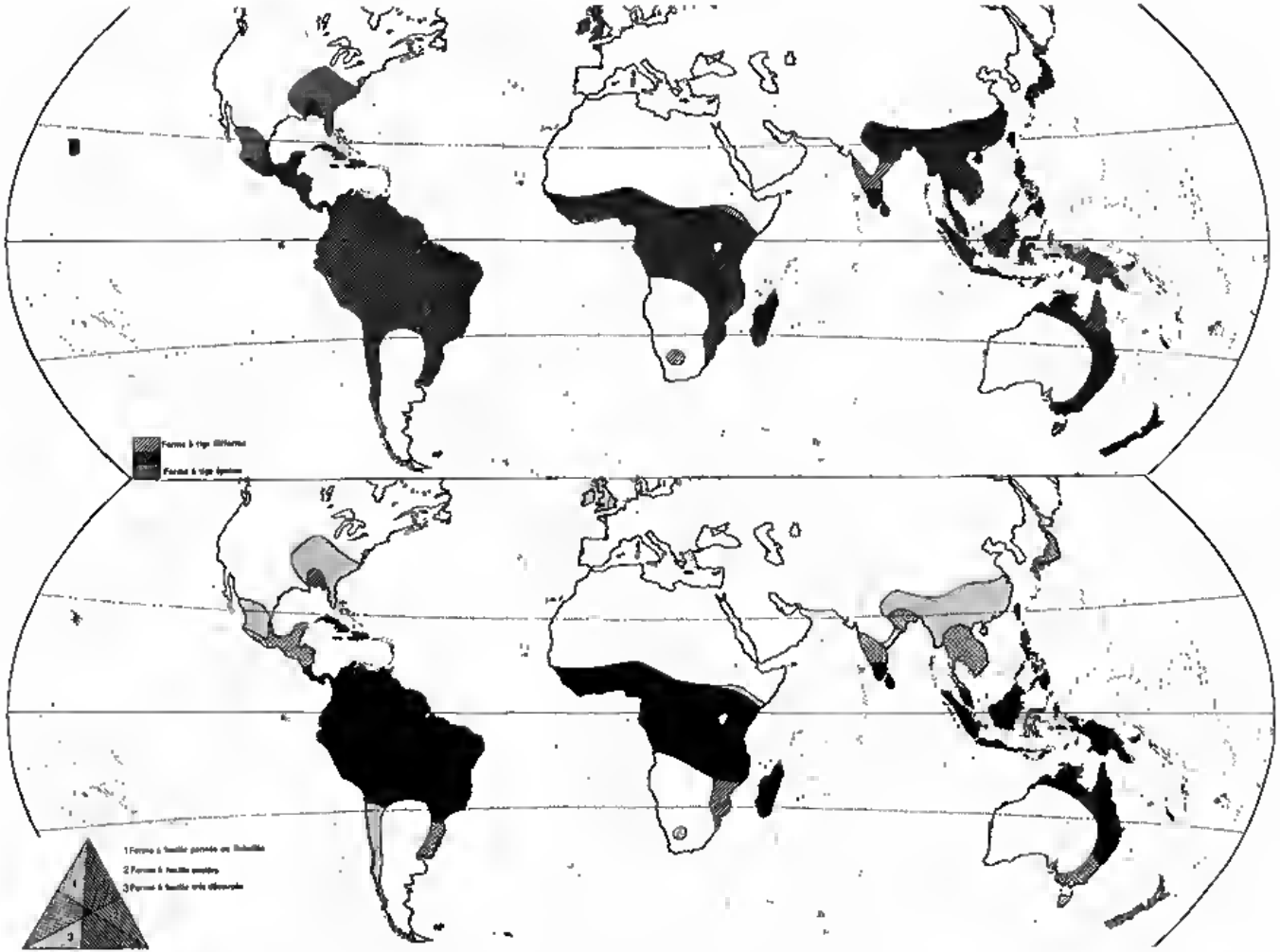
Ces sept types végétatifs sont classés ci-dessous par aires de répartition décroissantes; ils sont regroupés quand leurs aires de répartition sont de surface équivalente [= *a*), *b*) et *c*)] :

a) 1° la forme à tige filiforme et à feuille très découpée (Pl. 3 haut, n° 2);

2° la forme à tige épaisse, rampante et à feuille très découpée (Pl. 3 haut, n° 1);

1. L'extension extratropicale Nord de l'aire de répartition de la tige épaisse est due à la seule espèce *Trichomanes radicans*.

Source : MNHN, Paris



Pl. 2. — En haut : Répartition géographique des types morphologiques de tiges. — En bas : Répartition géographique des types morphologiques de feuilles.

Source : MNHN, Paris

b) 3° la forme à tige filiforme et à feuille flabellée ou pennée;
4° la forme à tige épaisse, dressée et à feuille très découpée (Pl. 3 haut, n° 3);

c) 5° la forme à tige filiforme et à feuille entière (Pl. 2 bas, n° 2);
6° la forme à tige épaisse, dressée et à feuille pennée (Pl. 3 bas);

d) 7° la forme à tige épaisse rampante et à feuille pennée (Pl. 3 bas).

REMARQUE.

Cette répartition géographique reste tributaire de la bibliographie qui nous a été accessible, et en particulier de la connaissance actuelle des flores des différents pays. Faute de précision dans beaucoup de cas, les réajustements des aires de répartition ont toujours été faits « par excès », sauf dans les petites îles : l'échelle des cartes utilisées n'a pas permis d'y figurer cette répartition. Au niveau d'observation auquel ce travail a été réalisé, l'intérêt de ces îles a paru facilement négligeable.

Ces résultats ont-ils une signification évolutive?

— La classification des types végétatifs par aires de répartition décroissantes correspond-elle à des niveaux évolutifs distincts?

— Le regroupement des types végétatifs, tel qu'il est suggéré par l'étude des aires de répartition, est-il par ailleurs justifié?

Le chapitre suivant va tenter d'apporter un élément de réponse à ces questions.

II. — RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE ET HYPOTHÈSES RELATIVES A L'ÉVOLUTION DU GENRE.

Les formes végétatives définies ci-dessus correspondent à des espèces dont il est possible de comparer la position systématique, la répartition géographique et le niveau d'évolution. COPELAND (1933) a déjà avancé cet argument : « ... Gonocormus (are) of limited, even if broadly limited, distribution; and (are) most improbably ancestral to the cosmopolitan groups of *T. radicans* and *T. rigidum* ».

DÉFINITIONS

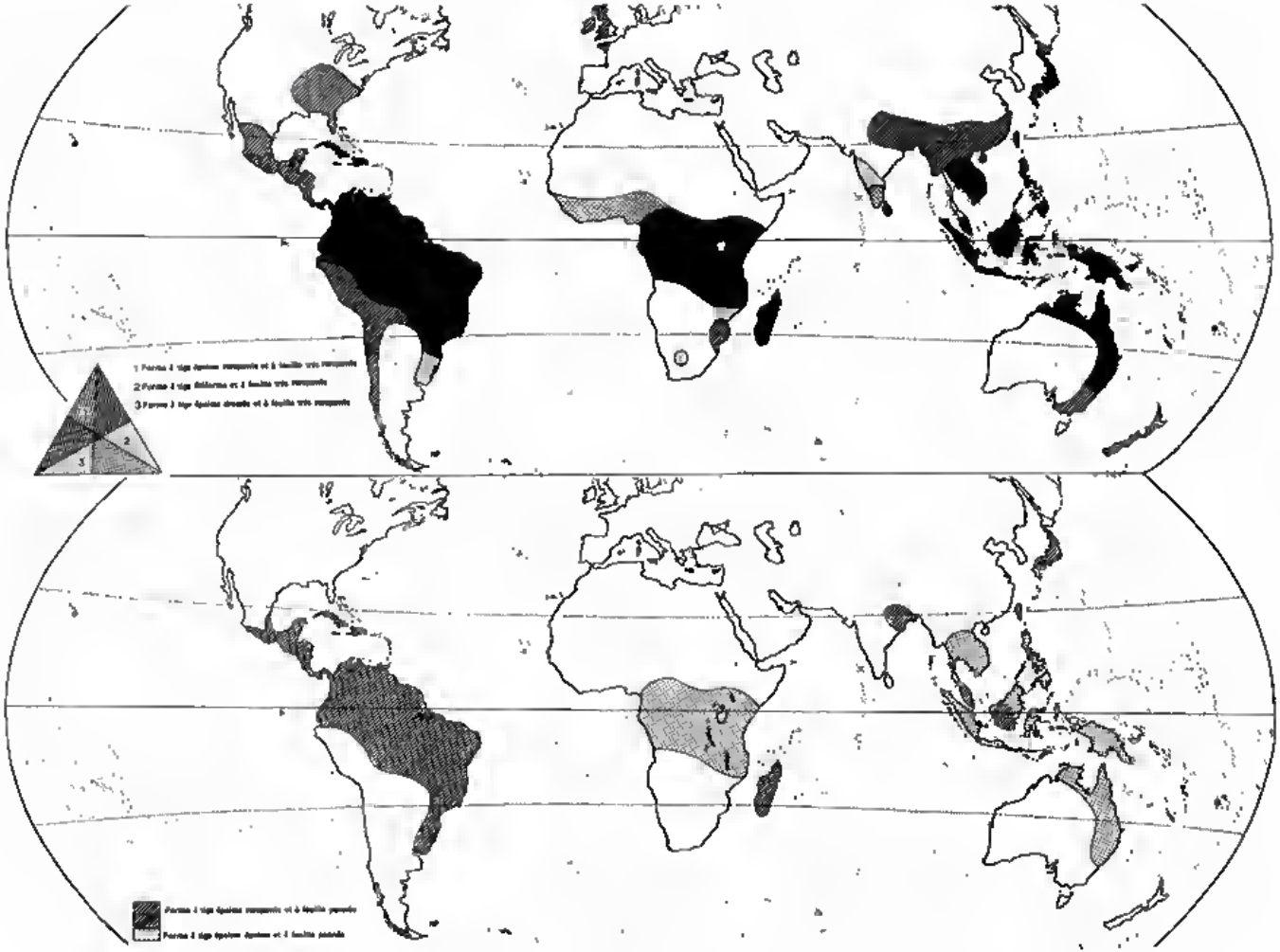
— Les espèces sont considérées de large répartition géographique quand elles occupent *au minimum* deux des trois ensembles géographiques suivants :

Afrique, Europe atlantique, Madagascar.
Amérique.
Asie, Polynésie, Australie, Nouvelle-Zélande.

— Les espèces sont considérées de répartition géographique restreinte quand elles couvrent, *au maximum*, une région géographique telle que l'Amérique tropicale, la Nouvelle-Zélande ou Madagascar.

Les cinq ensembles de types végétatifs [*a*), *b*), *c*), *d*)] définis au paragraphe précédent seront abordés dans le même ordre.

Source : MNHN, Paris



Pl. 3. — En haut : Répartition géographique des types morphologiques de tiges et de feuilles considérées ensemble. — En bas : Répartition géographique des types morphologiques de tiges et de feuilles considérées ensemble.

Source : MNHN, Paris

a) La forme *à tige filiforme et à feuille très découpée* (Pl. 3 haut, n° 2). ainsi que la forme *à tige épaisse, rampante, et à feuille très découpée* (Pl. 3 haut, n° 1) constituent à elles seules les sections *Trichomanes* et *Lacosteopsis* du sous-genre *Trichomanes* (voir tableau).

— La première forme se trouve également dans quatre autres sections de ce sous-genre (*Crepidomanes*, *Crepidium*, *Pleuromanes* et *Gonocormus*).

— La deuxième forme se retrouve également dans le sous-genre *Pachychaetum* (section *Pachychaetum*) et elle est très rare et discutable dans le sous-genre *Achomanes*.

La « répartition systématique » de ces deux formes est commune à 50 p. 100 (la section *Lacosteopsis* est très importante). Le nombre chromosomique $n = 36$ figure également dans les deux types végétatifs. Ces résultats confirment le rapprochement suggéré par la répartition géographique.

Copeland place le sous-genre *Trichomanes* et plus particulièrement la section *Lacosteopsis* (pour lui *Vandenboschia*) commune aux deux formes, à la base du genre *Trichomanes*. Ceci s'accorde avec la cytogénétique, voir paragraphe Cytogénétique.

Cinq espèces, des plus largement réparties géographiquement, illustrent ces types morphologiques (ex. : *Trichomanes radicans*).

b) La forme *à tige filiforme et à feuille pennée ou flabellée* ainsi que la forme *à tige épaisse, dressée, et à feuille très découpée* (Pl. 3 haut, n° 3) sont toutes deux représentées dans le sous-genre *Trichomanes*.

La première de ces deux formes y est présente dans cinq sections (*Crepidomanes*, *Phlebiophyllum*, *Crepidum*, *Pleuromanes* et *Gonocormus*). Elle est rare dans le sous-genre *Didymoglossum*.

La deuxième de ces deux formes est présente dans la sous-section *Abrodictyum* du sous-genre *Trichomanes*, rare dans le sous-genre *Achomanes* et surtout représentative du sous-genre *Pachychaetum*. Ces espèces sont essentiellement réparties dans l'ancien monde.

Ces deux formes ont une « répartition systématique » différente : elles s'opposent radicalement par leur morphologie. Elles gardent pourtant en commun le nombre chromosomique $n = 36$, déjà trouvé dans les deux formes précédentes.

Deux espèces seulement ont une large répartition géographique.

c) Les formes *à tige filiforme et à feuille entière* (Pl. 2 bas, n° 2) sont incluses dans le seul sous-genre *Didymoglossum*. Ce sous-genre comprend une section essentiellement américaine et une autre section essentiellement répartie dans l'ancien monde.

Les formes *à tige épaisse dressée et à feuille pennée* (Pl. 3 bas) sont incluses dans deux sous-genres *Pachychaetum* (section *Cephalomanes*) et *Achomanes*. La section *Cephalomanes* est confinée dans l'ancien monde. Le sous-genre *Achomanes* est uniquement américain sauf *T. crispiforme* qui est centre-africain.

Ces formes ont une « répartition systématique » très différente en raison de leur morphologie (*voir tableau*). Les entités systématiques qu'elles

Source : MNHN, Paris

représentent sont scindées toutes deux en deux sections géographiquement indépendantes. Elles sont représentées par deux nombres chromosomiques particuliers (voir tableau).

COPELAND considère ces groupes systématiques, très nettement délimités, comme des dérivations parallèles de la section *Lacosteopsis*. La cytogénétique permet également de considérer ces groupes comme évolués (voir paragraphe cytogénétique).

Sauf très rare exception, *les espèces illustrant ces formes sont à répartition géographique restreinte. Il n'y a pas d'espèces à large répartition géographique.*

d) La forme *à tige épaisse, rampante et à feuille pennée* est présente dans le sous-genre *Achomanes* (une espèce de la section *Lacosteopsis* et une autre de la section *Cephalomanes* illustrent également ce type végétatif). Cette forme est *rarement réalisée :* seulement 3 p. 100 des espèces environ [1] (Pl. 3 bas).

Elle est très dispersée systématiquement, et correspond à des espèces très étroitement localisées sur le plan géographique.

En conclusion, *les formes du groupe* a), illustrées par le plus grand nombre d'espèces à très large répartition géographique et qui couvrent les aires de répartition les plus vastes, sont considérées comme les plus primitives dans la flore actuelle. Ceci s'accorde avec la cytogénétique et la morphologie.

Parmi ces formes, l'écologie et l'anatomie permettent de considérer les grandes formes terrestres comme les plus archaïques.

Les formes du groupe b) sont interprétées comme « intermédiaires ». Elles sont primitives en raison de leur nombre chromosomique et de leur dispersion systématique (voir tableau). De plus, deux espèces à large répartition géographique illustrent ces formes. Elles sont évoluées en raison de leurs particularités morphologiques.

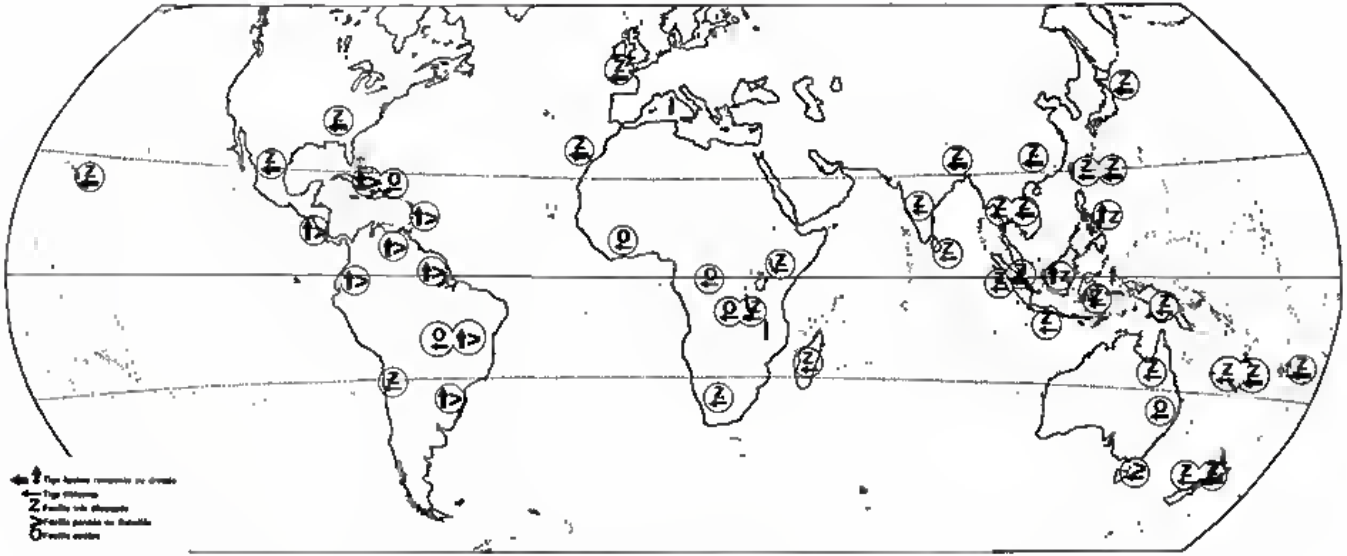
Il n'est pas exclu que la forme ancestrale ait été à tige épaisse, dressée, et à feuille très découpée comme le laisse supposer l'ontogénie de *Cardiomanes reniforme* ainsi que l'écologie du genre *Trichomanes* (HOLLOWAY, 1923 et 1944). Mais cette forme serait actuellement relictuelle, car moins compétitive que la forme rampante.

Les formes du groupe c) sont illustrées par des espèces à aires de répartition très réduites et par des groupes systématiques à évolution parallèle

1. Pourcentage approximatif des espèces de chaque forme :

TIGE	FEUILLE	
grêle rampante	entière	→ 0 18 %
	pennée ou flabellée	→ > 7 %
	très découpée	→ Z 18 %
épaisse rampante	pennée	⇒ > 3 %
	très découpée	⇒ Z 12 %
épaisse dressée	pennée	⇑ > 18 %
	très découpée	⇑ Z 12 %

Source : MNHN, Paris



Pl. 4. — Répartition géographique des types morphologiques dominants par le nombre des espèces qui les représentent.

Source : MNHN, Paris

dans l'ancien et le nouveau monde. Ces formes couvrent des aires de répartition toujours incluses dans les aires des formes du groupe *a*). Elles sont considérées comme les plus évoluées. Ceci s'accorde avec la cytogénétique et la morphologie.

La forme d) serait très récente ou peu compétitive.

La taille de la tige, considérée seule, est actuellement non significative du niveau évolutif d'une forme donnée en ce qui concerne l'ensemble de ses autres caractères (morphologiques, cytologiques, etc.). L'étude de la répartition géographique confirme ceci. Au contraire, le degré de découpure du limbe est hautement significatif. Mais seul le type végétatif complet (tige et feuille considérées ensemble) a permis les rapprochements entre des formes différentes, mais d'un niveau évolutif comparable. Dans chacun des ensembles précédemment constitués [*a*), *b*) et *c*)], le degré de découpure du limbe est toujours moindre chez le type végétatif à tige filiforme. On peut supposer que la tige filiforme a permis une diversification plus rapide de la morphologie foliaire.

L'importance de la morphologie caulinaire n'est donc pas négligeable au point de vue évolutif.

III. — CONCLUSIONS.

Il paraît exister une étroite corrélation entre la répartition géographique des espèces, la phylogénie proposée par COPELAND (et qui s'accorde avec les récents résultats des autres disciplines), la systématique du groupe et la répartition géographique des types morphologiques.

Divers auteurs estiment que *Trichomanes* est un genre en pleine évolution en raison du grand nombre d'espèces qu'il comporte et de leur extrême plasticité (COPELAND). La biologie du groupe permet la conservation de toutes les combinaisons génétiques réalisées.

La structure des formes dominantes dans chaque flore peut être un indice de l'état actuel de diversification du genre : dans tout l'ancien monde, les formes les mieux représentées sont les formes considérées comme primitives, sauf *au centre des aires de répartition* où *les formes évoluées sont très diversifiées.* Dans le nouveau monde, les formes évoluées sont presque partout majoritaires (Pl. 4).

Quoique encore très largement insuffisante, c'est la morphologie qui apporte, de très loin, le plus d'arguments d'ensemble et de détails pour une interprétation phylogénique du genre. L'anatomie, le développement, la biologie et la cytogénétique n'en sont encore qu'à des résultats partiels. Ces derniers s'accordent néanmoins avec ceux de la morphologie. Ces disciplines sont d'un intérêt tout particulier pour l'étude de ce genre, à la fois homogène et diversifié, et certainement exceptionnel dans l'ensemble des Fougères actuelles.

Je tiens à exprimer mes très sincères remerciements à Mme TARDIEU-BLOT, Sous-Directeur au Muséum National d'Histoire Naturelle (Paris), ainsi qu'à M. le Pr BONNET (Montpellier) : en m'accueillant dans leurs Laboratoires, et en me laissant le libre accès à leurs bibliothèques, ils ont grandement facilité la réalisation de ce travail.

Source : MNHN, Paris

Pl. 5. — **Trichomanes ankersii** Parker. (Herbier R. Hébant-Mauri, n° 119. Coll. R. Oldeman 13.8.71, Saül, Guyane; déposé à l'Herbier de l'Institut de Botanique de Montpellier.)

Source : MNHN, Paris

CLASSIFICATION DU GENRE TRICHOMANES (MORTON, 1968)

sous genres	TRICHOMANES								PACHYCHAETUM					DIDYMOGLOSSUM			ACHOMANES											
sections	1 *Trichomanes*	2 *Lacosteopsis*	3 *Crepidomanes*	4 *Phlebiophyllum*	5 *Crepidium*	6 *Abrodictyum*	7 *Pleuromanes*	8 *Gonocormus*	9 *Pachychaetum*	10 *Davalliopsis*	11 *Cephalomanes*	12 *Callistopteris*	13 *Nesopteris*	14 *Didymoglossum*	15 *Microgonium*	16 *Lecanium*	17 *Achomanes*		18 *Neurophyllum*	19 *Odontomanes*	20 *Lacostea*	21 *Trigonophyllum*	22 *Homoeotes*	23 *Feea*		24 *Ragatelus*	25 *Acarpacrium*	
sous sections																	*Lamellata*	*Crispa*						*Hymenostachis*	*Feea*			
types végétatifs	64	36	36		36		36	63	33 36		32	36	36	34	34	34								32				n
→ Z		x	x		x		x	x																				36, 63
→ Z	x	x							x														?					36, 64
→ >			x	x	x		x	x						o														36, 63
↑ Z						x			x	x		x	x					o				o					o	36
→ O														x	x													34
↑ >											x						x	x	x	?		x		x	x		x	32
→ >		o									o								?	x	x		x					

0 : type végétatif présent une fois (ou très rarement). La légende des symboles figure p. 487.

Source : MNHN, Paris

Bibliographie

La liste des références d'ouvrages et de publications floristiques, à partir desquels a pu être établie la répartition géographique des formes végétatives, n'est pas publiée ici. Elle peut être fournie, sur demande, par l'auteur.

* Publications que nous n'avons pas pu consulter.

Atkinson, L. R. et Stokey, A. G. — Comparative morphology of the gametophyte of homosporous Ferns. Phytomorphology **14** (1) : 51-70 (1964).

Bell, P. R. — The morphology and cytology of sporogenesis of *Trichomanes proliferum* Blum. New Phytol., London, **59** : 53-9 (1960).

Bell, P. R. et Richards, B. M. — Induced apospory in Polypodiaceous ferns. Nature, London, **182** : 1748 (1958).

Berthier, J., Hebant, Ch., Galtier, J. et Hebant-Mauri, R. — Remarques sur la ramification de la stèle chez les Mousses s. str. (*Bryopsida*). Comparaison avec certains végétaux vasculaires archaïques. C. R. Acad. Sci., Paris, **272** : 2868-2871 (1971).

Boodle, L. A. — Comparative anatomy of the *Hymenophyllaceae*, *Schizeaeceae* and *Gleicheniaceae*. I. On the Anatomy of *Hymenophyllaceae*. Ann. Bot., London, **14** : 455-496 (1900).

Van den Bosch, R. B. — Hymenophyllaceae javanicae, sive descriptio Hymenophyllacearum archipelagi indici, iconibus illustrata. Mem. Acad. Roy. Sci., Amsterdam, **9** (1861).

— Synopsis Hymenophyllacearum, Monographiae hujus ordinis Prodromus Teil II. Mededeel. van's Rijks Herb. Leiden **38** (1919).

* Bower, F. O. — On some normal and abnormal developments of the oophyte in *Trichomanes*. Ann. Bot., London, **1** : 269-305 (1888).

— The comparative examination of the meristems of Ferns as a phylogenetic study. Ann. Bot., London, **3** : 305 (1889).

— On apospory and production of gemmae in *Trichomanes kaulfussii* Hooker and Grev. Ann. Bot., London, **8** : 465-468 (1894).

— Notes on the morphology of *Ophioglossum palmatum*. Ann. Bot., London, **25** : 277-298 (1911).

— Primitive Land Plants. New York (1935).

Braithwaite, A. F. — The cytology of some *Hymenophyllaceae* from the Salomon Islands. Brit. Fern. Gaz. **10** (2) : 81-91 (1969).

Brownlie, G. — Introductory note to cytotaxonomic studies of New Zealand Ferns. Trans. Roy. Soc. N.Z., Wellington, **82** : 665-666 (1954).

— Chromosome numbers in New Zealand Ferns. Trans. Roy. Soc. N.Z., Wellington, **85** : 213-216 (1958).

— Additional chromosome numbers. New Zealand Ferns. Trans. Roy. Soc. N.Z., Wellington, **1** : 1-4 (1961).

— The geographical affinities of the South Pacific Island Fern floras. Pacif. Sci., Honolulu, **19** : 219-223 (1963).

Chambers, H. S. — The vestigial axillary strands of *Trichomanes javanicum* Blum. Ann. Bot., London, **25** : 1037-1043 (1911).

Christ, H. — Die geographie der Farne. Jena (1910).

Copeland, E. B. — The old World species of *Trichomanes*. Phil. J. Sci. **51** : 119-280 (1933).

— Genera Hymenophyllacearum. Philip. J. Sci. **67** : 1-110 (1938).

— Notes on Hymenophyllaceae. Philip. J. Sci. **73** (4) : 457-469 (1941).

— Genera filicum. *Chronica Botan.* **8** : 247 p. (1947).

Eames, A. J. — Morphology of vascular plants. Lower groups. London (1936).

Emberger, L. — Les plantes fossiles dans leurs rapports avec les végétaux vivants. Paris, 2e éd. (1968).

— et Pares, Y. — Structure vasculaire de *Trichomanes meoides* Willd. Rec. Tr. Inst. Bot., Montpellier, **6** : 43-49 (1953).

Source : MNHN, Paris

FARRAR, D. R. — Gametophytes of four tropical Fern genera reproducing independently of their sporophytes in the Southern Appalachians. *Sciences* **155** (3767) : 1266-1267 (1967).
— et WAGNER, W. H. Jr. — The gametophyte of *Trichomanes holopterum* Kunze. Bot. Gaz., Chicago. **129** : 210-219 (1968).
FAVARGER, C. — L'endémisme en géographie botanique. Sciencia, Milano, **104** : 1-16 (1969).
GEORGEVITCH, P. — Aposporie und Apogamie bei *Trichomanes Kaulfussii* Hooker and Grev. Jahr. wiss. Bot. **48** : 155-170 (1910).
GHATAK, J. — A preliminary note on the peculiar chromosomepairing in two species of filmy Ferns from South India. *Nucleus*, Calcutta, **7** (1) : 29-36 (1964).
GIESENHAGEN, C. — Die Hymenophyllaceen. Flora, Jena, **73** ; 411-464 (1890).
GOEBEL, K. — Morphologische und Biologische Studien. II : Zur Keimungsgeschichte einiger Farne. Ann. Jard. bot. Buitenzorg, 74-119 (1888).
— Archegoniaten studien. Weitere Untersuchungen. Ueber die Geschlechtsgeneration der Hymenophyllaceen. Flora, Jena, **76** : 104-116 (1892).
GUTTENBERG, H. — Traité d'anatomie végétale. VII/2. Histogenese der Pteridophyten. Berlin (1966).
GWYNNE-VAUGHAN, D. T. — On an unexplained point in the anatomy of *Helminthostachys zeylanica*. Ann. Bot., London, **16** : 170-173 (1902).
HARA, H. — The flora of Eastern Himalaya. Pteridophyta. Tokyo (1966).
HARRIS, W. F. — A manual of the spores of New-Zealand Pteridophyta. Research. Bull. **116**, Wellington (1955).
* HARTEL, O. — Physiologische Studien on Hymenophyllaceen. II. Wasserhanthalt und Resistanz. Protoplasma, Wien, **34** : 489 (1940).
HEBANT, Ch. — Observations sur le phloème de quelques Filicinées tropicales. Naturalia monspeliensia, sér. Bot., Montpellier, **20** : 135-196 (1969).
HELM, J. — Anlage und Entwicklung des Blattes von *Trichomanes bimarginatum*. Planta Berlin, **23** (3) : 442-473 (1935).
HOLLOWAY, J. E. — Studies in the new Zealand Hymenophyllaceae. Part 1. Trans. Proc. N.Z. Inst., **54** : 577-618 (1923).
— The experimental cultivation of the gametophyte of *Hymenophyllum pulcherrimum* Col. and *Trichomanes reniforme* Forst. Ann. Bot., London, **44** : 269-284 (1930).
— The gametophyte, embryo and developing Sporophyte of *Cardiomanes reniforme* (Forst.) Presl. Trans. Roy. Soc. N.Z., Wellington, **74** : 196-206 (1944).
HOLTTUM, R. E. — The classification of Ferns. Biol. rev., **24** : 267-299 (1949).
HOOKER, J. et BAKER, J. G. — Synopsis filicum. London (1867).
KARSTEN, G. — Morphologische und biologische Untersuchungen über einige Epiphyten formen der Molukken. Ann. Jard. Bot. Buitenzorg **12** : 117-195 (1895).
KEITH, J. — 3. Chromosome changes : Reliable indication of the direction of evolution. Taxon, Utrecht, **19** (2) : 172-179 (1970).
KNOX, E. M. — The Spores of Pteridophyta with observations on microspores in coals of carboniferous age. Trans. Soc. Bot. Edinburgh, **32** : 438-465 (1938).
KUNKEL, G. — Trichomaneaceae, eine neue Familie der Hymenophyllales? Ber. Schweiz. bot. Gesellsch **72** ; 18-20 (1962).
LACHMANN, P. — Structure de la racine des Hyménophyllées. Bull. Soc. bot. Lyon, séance 11-4-1886 (1887).
LE THOMAS, A. — Étude anatomique du rhizome et du pétiole des Hyménophyllacées d'Afrique occidentale et de la région malgache. Bull. Soc. Sc. Bretagne **36** (3-4) : 217-264 (1961).
LLOYD, R et KLEKOWSKI, E. J. — Spore germination and viability in Pteridophyta: Evolutionary significance of Chlorophyllous Spore. Biotropica **2** (2) ; 129-137 (1971).
MANTON, I. — Problems of cytology and evolution in the Pteridophyta. Cambridge (1950).
— et SLEDGE, W. A. — Observations on the cytology and taxonomy of the Pteridophyte flora of Ceylon. Philos. Trans. London. B. **238** : 127 (1954).
MAURI, R. — Premières observations sur les Hyménophyllacées du Congo-Brazzaville. Nat. Monspeliensia, sér. Bot., Montpellier, **20** : 197-214 (1969).

Source : MNHN, Paris

MEHRA, P. N. et SINGH, G. — Cytology of Hymenophyllaceae. Jour. Genet., London, **55** : 394-396 (1957).

METTENIUS, G. — Hymenophyllaceen. Abh. K. Sächs, Ges., Viss., **7** : 403-504 (1864).

* Von MOHL, H. — Ueber den Bau des Stammes der Baum Farne. Vermischte Schriften: 115 (1845).

MOHLENBROCK, R. H. et VOIGT, J. W. — A study of the filmy Fern *Trichomanes boschianum*. Am. Fern. J., Port Richmond, **49** (2) : 76-85 (1959).

MORTON, C. V. — The genera, subgenera and sections of the Hymenophyllaceae. Bull. United States Nat. Mus., Washington, **38** : 153-214 (1968).

— et LELLINGER, D. — Flora del Auyan-tepui. Acta Bot. Venezuelia **2** (5-8) (1967).

NOZU, Y. — Le bourgeon axillaire chez les Hymenophyllacées. Bot. Mag., Tokyo, **61** (721-726) : 119-122 (1948).

— Morphological observations of the Hymenophyllaceae from Japan. Bot. Mag., Tokyo, **63** : 71-76 (1950).

OGURA, Y. — Anatomie der Vegetationorgane der Pteridophyten. VII/2. Handbuch der Pflanzenanatomie. Berlin (1938).

OTT, E. — Anatomischen Bau der Hymenophyllaceen rhizome. *Trichomanes* und *Hymenophyllum*. Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien. Math. Nat. Kl. **111** : 879-925 (1902).

PICHI-SERMOLLI, R. E. G. — Names and types of Fern genera. I. Hymenophyllaceae, Sidaceae, Loxomaceae, Schizaeaceae. Webbia, Firenze, **12** (1) : 1-40 (1956).

— A provisional catalogue of the family names of living Pteridophytes. Webbia, Firenze, **25** : 219-297 (1970).

POSTHUMUS, O. — On the anatomy of the Hymenophyllaceae and Schizaeaceae and some additional remarks on stelar morphology. Rec. trav. Bot. Neerl., **23** : 94 (1926).

POTONIE, H. — Ueber die Zusammensetzung der leitbündel bei den Gefässkryptogamen. Jb. Königlichen bot. Gart., **2** : 233-278 (1883).

PRANTL, K. — Untersuchungen zur Morphologie der Gefässkryptogamen. I. Die Hymenophyllaceae. Leipzig (1875).

PRESL, K. — Hymenophyllaceae. Prag. (1843).

SADEBECK, R. — Pteridophyta, in ENGLER et PRANTL. Pflanzenfamilien. Leipzig (1902).

SCOTT, D. H. — Studies in fossil Botany. Londres (1900).

SEHNEM, A. — Observaçoes sobre o prótalo de *Trichomanes pilosum* Raddi. Pesq. Bot. Bras., **19** (1965).

SHARMA, U. — Studies on indian Hymenophyllaceae. I. *Crepidomanes latealatum* (v.d.B.) Copeland. Proc. nat. Inst. Sci. India, B, **26** : 339-351 (1960).

SHREVE, F. — Studies on jamaican Hymenophyllaceae. Bot. gaz., Chicago, **51** : 184-209 (1911).

STOKEY, A. G. — Spore germination and vegetative stages of the gametophytes of *Hymenophyllum* and *Trichomanes*. Bot. gaz., Chicago, **101** : 759-790 (1940).

— Reproductive structures of the gametophytes of *Hymenophyllum* and *Trichomanes*. Ann. Bot., London, **109** (4) : 363-380 (1948).

STONE, I. G. — The gametophytes of the Victorian Hymenophyllaceae. Austral. J. Bot., Melbourne, **13** (2) : 195-224 (1965).

TANSLEY, A. G. — Lectures on the evolution of the filicinean vascular System. III. *The Hymenophyllaceae*. New Phytol., London, **6** (5) : 109-120 (1907).

TATON, A. — Révision de Hymenophyllacées du Congo Belge. Bull. Soc. Bot. Belg. **78** (1) : 5-42 (1946).

THOMAE, K. — Die Blattstiele der Farne. Jahr. wiss. Bot., **17** : 99 (1886).

VESSEY, J. et BARLOW, B. A. — Chromosome numbers and phylogeny in the Hymenophyllaceae. Proc. Linn. Soc. N.S.W., Sydney, **88** : 301-306 (1963).

WAGNER, W. H. jr et EVERS, A. — Sterile prothallial clones (Trichomanes?) locally abundant on Illinois sandstones. Amer. J. Bot. **50** : 623 (1963).

— et WAGNER, F. S. — Pteridophytes of the mountain lake Area, Giles Co., Virginia : Biosystematic studies, 1964-65. Castanea, Morgantown, W, Va., **31** : 121-140 (1966).

WALKER, T. G. — A cytotaxonomic survey of the pteridophytes of Jamaica. Trans. Roy. Soc. Edinburgh, **66** : 169-237 (1966).

Source : MNHN, Paris

WILLIAMS, S. — The morphology of *Trichomanes aphleboides* Christ with special reference to the aphlebioid leaves. Proc. Roy. Soc. Edinburgh **50** (2) : 142-152 (1930).

Laboratoire de Cytologie, Cytotaxonomie et Ptéridologie
Université des Sciences et Techniques du Languedoc.
34 — MONTPELLIER.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

ERRATA

NGUYEN VAN THUAN : Adansonia 12 (2) : 291-295.

Les légendes des planches 2 et 3 doivent être inversées.

INDEX DES TAXA CITÉS

N. B. — Les nouveautés taxinomiques sont en caractères gras, les synonymes en italique.

AMPHICARPAEA
— africana (Hook. f.) Harms 292
— edgeworthii Benth 292
— **rufescens (Franch.) Thuan stat. nov.** 292
GLYCINE
— *ferruginea* Grah. 303
— *involucrata* Wall. 298
— *suffulta* Wall. 299
— *vestita* Grah. 295
PUERARIA
— *anabaptis* Kurz 303
SHUTERIA
— *africana* Hook. f. 292
— *anabaptis* (Kurz) Wu 303
— annamica Gagnep 301
— *anomala* Pampin 292
— *densiflora* Benth 295
— *glabrata* Wight et Arn. 295
— hirsuta Baker 303
— involucrata Wight et Arn 298
— *longipes* Franch 292
— *pampininiana* Hand.-Mazz. 298
— *siamensis* Craib 292
— *sinensis* Hemsl 298
— suffulta Benth 299
— *trisperma* Miq. 292
— vestita Wight et Arn 295
— — var. *densiflora* (Benth). Baker 295
— — var. *involucrata* Baker 298
— — var. *villosa* Pampin 298

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

INFORMATIONS

Depuis le 1er octobre 1972, Mme **A. Le Thomas** a pris ses fonctions de Directeur-adjoint du Laboratoire de « **Phytomorphologie générale et expérimentale** » à la 3e section de l'École Pratique des Hautes Études.

FLORE DE MADAGASCAR ET DES COMORES

D. J. de Laubenfels : Cycadacées, Podocarpacées. — 17e et 18e famille (2g., 5sp.), 6 pl. — **B. Chauvet** : Les résineux introduits à Madagascar. — **12 F.**

FLORE DE LA NOUVELLE-CALÉDONIE ET DÉPENDANCES

Vol. 4 : **D. J. de Laubenfels, Gymnospermes** (15 g., 44 sp.), 43 pl., 43 cartes. — 50 F.

ACHEVÉ D'IMPRIMER LE 27 DÉCEMBRE 1972
SUR LES PRESSES DE FD EN SON
IMPRIMERIE ALENÇONNAISE - 61-ALENÇON

Dépôt légal : 4e trimestre 1972 — 53.203

Source : MNHN, Paris

ÉDITIONS DU CENTRE NATIONAL DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE
15, quai Anatole-France — 75-PARIS-7e
C. C. P. Paris 906111 Tél. 5552670

COLLOQUES INTERNATIONAUX DU C.N.R.S.

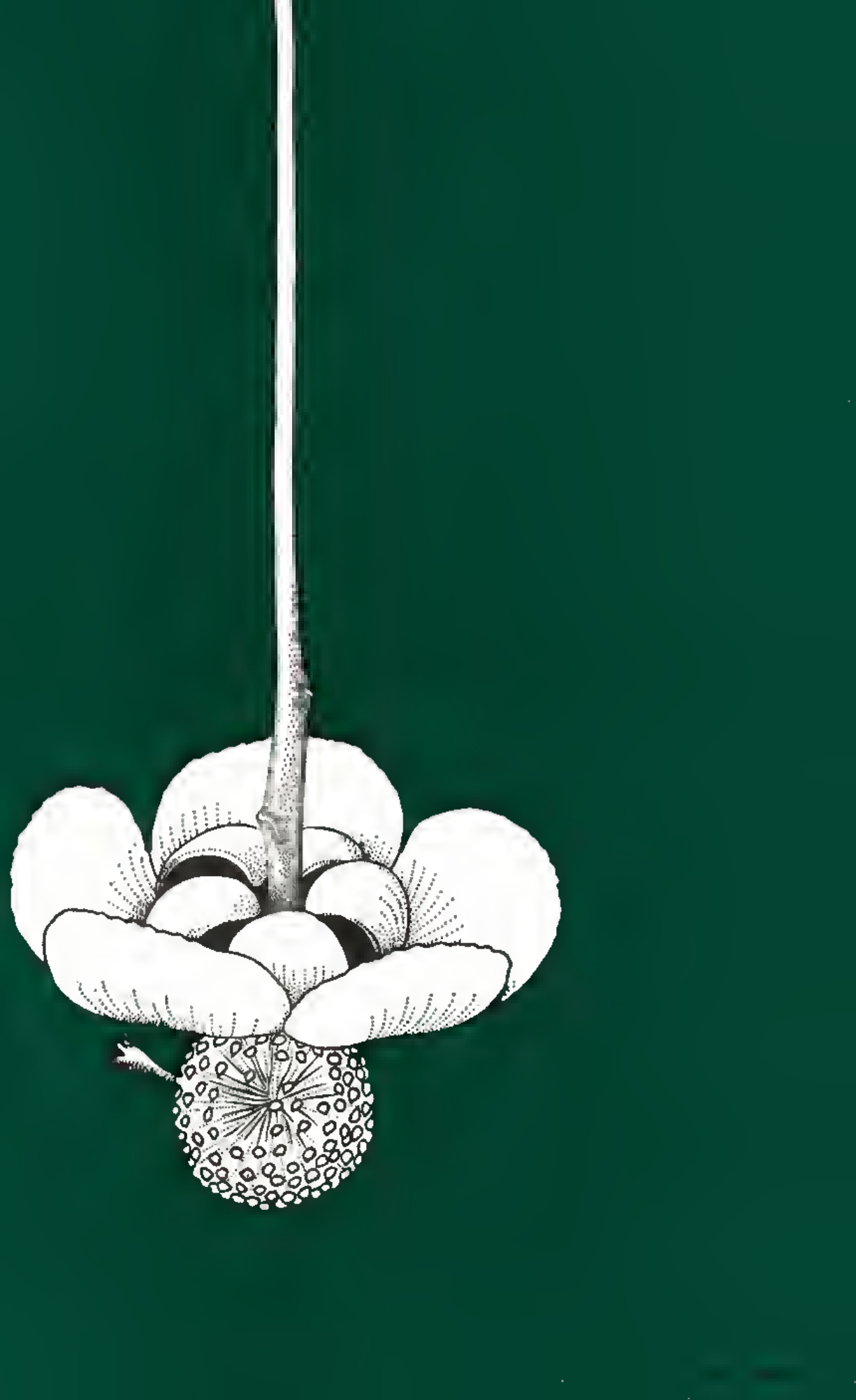
N° 193

LES CULTURES
DE
TISSUS DE PLANTES

Les communications ont eu trait essentiellement aux sujets suivants : croissance des cellules et des tissus, différenciation, variabilité génétique, embyogénèse, protoplastes, métabolisme, problèmes tumoraux, multiplication des virus.

Ouvrage in-4° coquille comprenant 512 pages, 148 figures au trait, 123 figures et 7 planches simili. 82 tableaux, relié.

Prix : 129,00 F T.T.C.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris